Recueil d'Œuvres

de

LÉO ERRERA

Botanique Générale

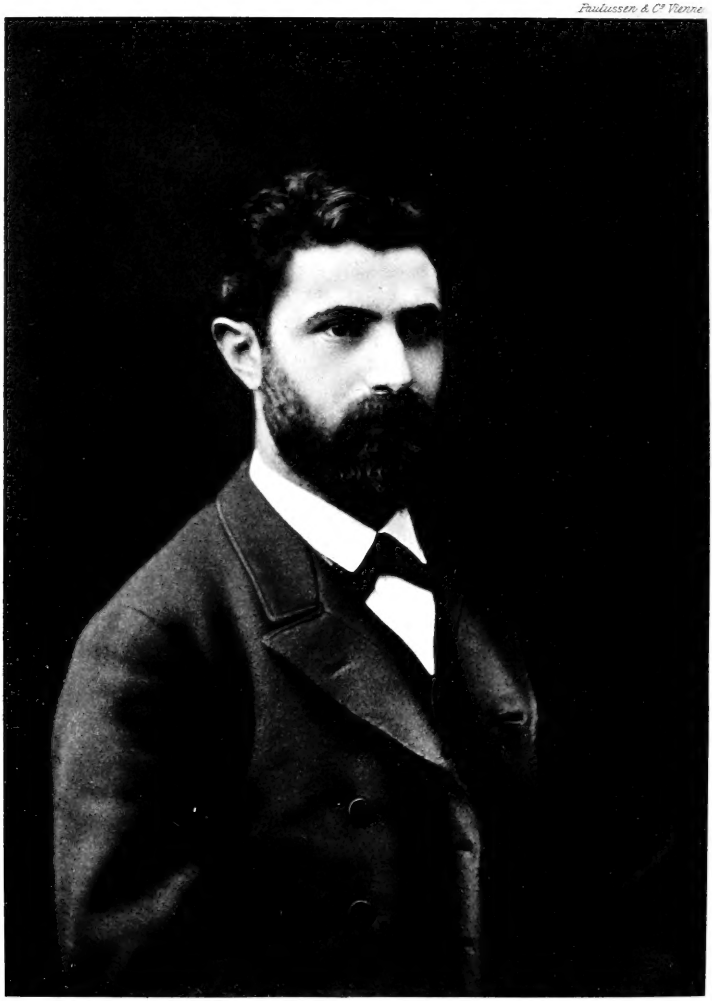
I

RECUEIL D'ŒUVRES

DE

LÉO ERRERA

Faulussen & Cie Vienne



L. Errera

RECUEIL D'ŒUVRES

DE

LÉO ERRERA

BOTANIQUE GÉNÉRALE

I

PORTRAIT ET PLANCHE LITHOGRAPHIQUE

BRUXELLES
H. LAMERTIN, Libraire-Éditeur
20, Rue du Marché-au-Bois, 20

BERLIN
R. Friedländer & Sohn

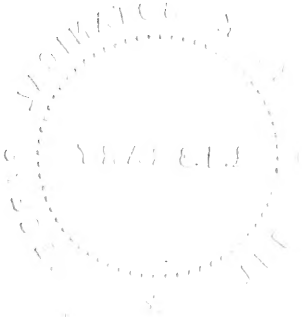
LONDRES
Williams & Norgate

PARIS
A. Hermann

MILAN
Ulrico Hoepli

1908

.E77
V.1



INTRODUCTION

AUX ŒUVRES DE BOTANIQUE GÉNÉRALE

Ces volumes du recueil que nous publions avec un soin religieux, afin que les pensées de Léo Errera et ses travaux d'ordre général ne périssent point avec lui, n'intéressent pas les botanistes seulement. On peut même dire qu'ils ne s'adressent pas plus à eux qu'à d'autres lecteurs. Les œuvres spéciales de botanique qui nécessitent des études approfondies, paraissent dans le *Recueil de l'Institut botanique*. C'est là, du reste, que leur auteur voulait les voir imprimer ou réimprimer.

Dans le premier volume, nous avons repris une série de publications et nous les avons disposées dans un ordre strictement chronologique. Nous n'avons dérogé à cette règle que pour le travail posthume : « Sur les caractères hétérostyliques secondaires des Primevères », que nous avons placé à la suite de la longue étude, parue il y a vingt-neuf ans : « Sur la Structure et les Modes de Fécondation des Fleurs ». Mlle Joséphine Wery a bien voulu compléter le manuscrit; elle était toute désignée pour ce travail, ayant collaboré aux recherches de Léo Errera.

Il ne nous a pas été possible de réimprimer tous ses travaux exactement comme il l'eût fait lui-même. Les progrès de la science obligeaient l'auteur, en vue d'éditions nouvelles, à garder de ses œuvres des exemplaires qu'il mettait soigneusement au courant, en les criblant de notes et d'additions. Nous en avons tenu compte autant que nous avons pu. Malheureusement, quelques-unes sont à ce point concises, qu'on ne peut pas les utiliser; en les publiant à contresens, nous trahirions la pensée de Léo Errera; on approuvera sans doute notre abstention. Ainsi, l'auteur lui-même avait presque doublé le travail « Sur la Structure et les Modes de Fécondation des Fleurs »; nous n'avons pu utiliser qu'une partie des additions. Par contre, dans « L'efficacité des Structures défensives des Plantes », nous avons pu reprendre la plupart des notes manuscrites.

L'intérêt descriptif nous a poussés à réimprimer l'opuscule sur la Norvège, bien que certains détails aient vieilli. Il semble, en effet, que les recherches de Schübeler soient viciées par des erreurs d'expérimentation et que le climat du Nord n'intervienne pas directement dans la transformation des races de Céréales.

Enfin, les quelques pages sur la « Méthode des Bactéries » sont un résumé que fit Léo Errera d'une de ses causeries sur un travail d'Engelmann. De même, les « Plantes-Boussoles » sont un exposé des expériences dues à Stahl. Ces deux petits travaux, sans être originaux, nous ont paru assez intéressants pour trouver place ici.

Nous avons peu de remarques à faire au sujet du second volume.

Léo Errera fit en 1890 une série de leçons de Physiologie végétale aux Cours publics de la ville de Bruxelles. Les leçons avaient été sténographiées, car l'auteur avait l'intention de les publier; pour la seconde seule, intitulée « Respiration des Plantes », il mena ce travail à bonne fin; il la fit paraître la même année. Nous la reproduisons en ajoutant, entre crochets, quelques notes nouvelles de l'auteur, mises au point par M. Massart. Nous en avons cependant enlevé une page descriptive; Errera l'avait écrite bien avant de faire le cours, mais il l'avait reprise en publiant la seconde leçon. Nous l'avons fait paraître dans le volume des œuvres littéraires. Nous avons également supprimé quelques paragraphes relatifs à la phosphorescence considérée uniquement comme phénomène physique.

La « Première leçon de Physiologie », du Cours de la Ville, paraît aussi dans ce volume, mais parmi les œuvres posthumes. Il nous a été possible de l'éditer, le manuscrit étant prêt. Les autres leçons de ce Cours, bien que sténographiées, n'ont pu être reprises : il aurait fallu trop les modifier.

Parmi d'autres réimpressions, dans le second volume paraît « Une leçon élémentaire sur le Darwinisme », avec addition de quelques notes et figures destinées par l'auteur à une troisième édition.

Outre la « Première leçon de Physiologie », nous avons pu donner deux autres œuvres posthumes :

« Les Plantes vis-à-vis de la Nature », première conférence, la seule écrite par Léo Errera, faisant partie d'une série de causeries au « Cercle des Jeunes botanistes » en 1879; et l' « Épopée d'un rayon de Soleil », conférence faite en 1903-1904, et rédigée par M. Crismer, d'après les notes de Léo Errera.

Les amis et les anciens élèves qui ont bien voulu se dévouer à ce travail, ont témoigné par là de leur amour pour la science et de leur respectueux souvenir pour Léo Errera : ils ont ainsi largement contribué à la réédition de tant d'œuvres épuisées du botaniste et du penseur.

TABLE DES MATIÈRES

Pages

INTRODUCTION AUX ŒUVRES DE BOTANIQUE GÉNÉRALE. 1

I. LETTRE SUR LA VÉGÉTATION DES ENVIRONS DE NICE. 5

II. L'AGRICULTURE ET L'HORTICULTURE EN NORVÈGE 19

III. SUR LA STRUCTURE ET LES MODES DE FÉCONDATION DES FLEURS (en collaboration avec GUSTAVE GEVAERT) ET EN PARTICULIER SUR L'HÉTÉROSTYLIE DU *Primula elatior*, AVEC UN APPENDICE SUR LES *Pentastemon gentianoides* ET *Pentastemon Hartwegi* 31

SOMMAIRE 35
§ 1er. RÔLE DES DIVERSES PARTICULARITÉS DE LA FLEUR 36
§ 2. GENÈSE DES ÊTRES VIVANTS ET FINALITÉ . . . 38
ESPÈCES CULTIVÉES 39
ESPÈCES SAUVAGES. VARIATION ET HÉRÉDITÉ . . 42
SURVIVANCE DES MIEUX ADAPTÉS. 43
LA VARIABILITÉ EST-ELLE LIMITÉE? 45
§ 3. APPLICATION A LA STRUCTURE DES FLEURS. . . 49
TERMINOLOGIE 50
§ 4. AVANTAGES DU CROISEMENT 53
EXPERIENCES DE DARWIN 55
AUTOGAMIE ET XÉNOGAMIE. 55
FORMULE DE LA LOI DU CROISEMENT 60
GITONOGAMIE 62
§ 5. STRUCTURES ALLOGAMIQUES. 76
STRUCTURES AUTOGAMIQUES SUCCÉDANÉES . . . 78
§ 6. AGENTS DIVERS DE L'ALLOGAMIE 80

Pages

§ 7. Particularités qui amènent la visite des Insectes ou caractères entomophiliques. — Chasmogamie et cléistogamie 87
Nectar, parties comestibles de la fleur, etc. 94
Organes colores 96
Odeurs 100
Organes d'appui, etc. 103
§ 8. Particularités qui amènent le croisement ou caractères allogamiques 104
Pollen et stigmate 104
Pollen prépotent 105
Aperçu des principales structures florales. 107
I. Individus monomorphes : 1. Fleurs monomorphes 109
2. Fleurs pléomorphes 135
II. Individus pléomorphes 139
A. Individus hétéromésogames 140
B. Individus hétérostyles 143
C. Individus hétérodichogames 144
D. Individus polyoïques 146
§ 9. Developpement progressif des structures florales. 154
Tableau 156-157
§ 10. Conclusion 164
Liste de quelques termes spéciaux employés dans ce travail, avec renvoi aux pages ou ils sont expliques 172

Appendice. — *Pentastemon gentianoides* et *Pentastemon Hartwegi* 173
Structure des variétés de *Pentastemon* observees 173
Mode de fécondation et Insectes féconda-teurs. 176
Cause de la préférence des Insectes pour la forme mauve 179
Cas de la variété blanche 183
Effets ultérieurs de la préférence des Insectes et transformation du *Pentastemon Hartwegi* par sélection naturelle . . . 184

Pages

Travaux de Delpino, Ogle et Kerner. . . 197
Sur la définition du mot fonction 200
Fonctions du staminode 201
Examen morphologique des *Pentastemon*; comparaison entre les Scrophulariacées et les Solanacées. 205
Pélories et organogénie des *Pentastemon*. . 211
Caractères de transition des *Pentastemon*. . 214
Les Scrophulariacées descendent probablement de certaines Solanacées 218
Nature des staminodes et structure de celui des *Pentastemon* 220
Rapports entre la pubescence du staminode et celle des étamines 223
Faits tératologiques 227
Influence de la lumière sur la matière colorante des *Pentastemon*. 230
Observations sur les mœurs des Insectes fécondateurs 231
Résumé et conclusions 233
Planche hors texte et explication de la planche 236

IV. SUR LES CARACTÈRES HÉTÉROSTYLIQUES SECONDAIRES DES PRIMEVÈRES. (Œuvre posthume terminée par Mlle J. Wery.) . . 237

§ 1er. *Primula elatior* Jacq 240
§ 2. Quelques conséquences 246
§ 3. Compte rendu des observations sur *Primula elatior* 255
I. Fréquence relative des deux formes dans les stations naturelles. 256
II. Attraction relative exercée sur l'Homme par les deux formes 257
III. Précocité de floraison relative des deux formes 262
IV. Position relative du stigmate et des anthères dans les deux sortes de fleurs. 264

Pages

V. Ordre des visites des Insectes . . . 266
VI et VII. Prépondérance relative de chaque espèce de pollen sur les stigmates des deux sortes de fleurs et changements de direction des fleurs suivant leur âge ou l'heure de la journée 266
§ 4. Conclusions 267

V. ROUTINES ET PROGRÈS DE LA BOTANIQUE SYSTÉMATIQUE. 269

VI. UN ORDRE DE RECHERCHES TROP NÉGLIGÉ. — L'efficacité des structures défensives des plantes 289
Aperçu des principaux moyens de protection des plantes contre les animaux 297

VII. SUR LA MÉTHODE DES BACTÉRIES . . . 312

VIII. LES PLANTES-BOUSSOLES 315

LETTRE SUR LA VÉGÉTATION DES ENVIRONS DE NICE (1)

Cher Monsieur,

Vous avez bien voulu me demander, avant mon départ, une lettre de Nice. Vous voyez que je tiens ma promesse, et c'est avec un vif plaisir que je vous envoie ces quelques mots à propos de toutes les belles choses que j'ai vues.

Je ne me souviens pas d'avoir jamais passé des vacances de nouvelle année aussi délicieuses. Avoir chaud, tandis que vous grelottez, contempler un soleil radieux et bienfaisant au lieu de votre atmosphère froide et brumeuse, aller se plonger dans les flots tièdes de la Méditerranée alors que pour vous toutes les eaux sont des glaçons, quitter la neige blanche et monotone pour une végétation verte, variée, fleurie, échanger, en un mot, l'hiver pour le printemps, voilà un programme qui, certes, ne manque pas des attraits les plus alléchants !...

Vous savez sans doute que tout le littoral de la Méditerranée est déchiqueté en baies irrégulières affectant la forme d'un croissant, décomposé à son tour en d'autres croissants plus petits. Nice est au fond de l'une de ces baies, qui a pour extrémités le Cap d'Antibes vers l'ouest et le Cap Ferrat vers l'est.

(1) Cette lettre, adressée au Secrétaire de la Société royale de Botanique de Belgique, a paru dans le t. XIV, p. 200, du Bulletin de 1875.

Entre ces deux limites, s'avance la pointe du Mont Boron qui sépare Nice de sa voisine, Villefranche.

Cette partie de la côte est des plus superbes. D'abord, tout le long, les flots calmes et bleus, miroir sans ride d'un ciel sans tache, bordés de leur frange d'écume, qu'on croirait une dentelle blanche sur les rochers du rivage, tantôt couverts de verdure et doucement déclives, tantôt sombres, nus et descendant à pic. La plage n'est point occupée par du sable comme chez nous, mais bien par une infinité de petits cailloux sur lesquels vient clapoter la mer et qui, échappant sous les pieds, rendent la marche fort pénible. Puis vient Nice avec ses quais et ses promenades, son torrent du Paillon séparant l'ancienne ville pittoresque aux ruelles sombres, étroites et tortueuses, aux escaliers et aux montées, aux masures délabrées et noircies, de la ville nouvelle, aux rues larges et droites, aux maisons blanches, aux jardins et aux squares tirés au cordeau. Ensuite, derrière tout cela, s'étend la campagne toujours belle et riante, et enfin pour arrière-plan à ce tableau, pour fond à toutes ces teintes diverses, se dressent les premiers contreforts des Alpes.

Sur le galet de la plage, à l'embouchure de ce Paillon, qui, paraît-il, n'a plus gelé depuis plus de deux siècles — ce qui n'a rien d'étonnant puisqu'il est presque toujours à sec — à son embouchure, dis-je, on voit des femmes agenouillées dans des paniers d'osier, pour ne pas se blesser sur les petites pierres. Ce sont les blanchisseuses : elles profitent des quelques gouttes d'eau du torrent pour y plonger et y laver le linge sale... en public. Après quoi elles le suspendent à des cordes au bord de la mer, immédiatement en dessous de l'élégante et célèbre Promenade des Anglais. Ici, toutes les belles dames, avec leurs éblouissantes

toilettes, avec le frou-frou de leurs robes de soie; là, un autre frou-frou... celui du linge sale de ces dames que l'on blanchit : c'est, vous le voyez, le dessous des cartes, le revers de la médaille!... Tandis que dans la ville nouvelle s'étale tout le luxe des étrangères au teint blanc et rose — de poudre de riz et de fard, — dans l'ancienne Nice s'agite toute la population indigène à l'aspect déjà très méridional et au teint hâlé. Ensuite, au fond, la campagne est toute plantée d'Oliviers et parsemée de villas ; les montagnes sont couvertes de Pins à leur base; puis, à mi-côte, la végétation décroît petit à petit, se rabougrit, les rochers apparaissent dénudés et enfin, tout en haut, le sommet s'encapuchonne de blanc dans ses neiges éternelles!

Laissez-moi vous faire remarquer en passant que la réputation de la fameuse Promenade des Anglais est bien surfaite. Figurez-vous une très longue allée, sans ombre, où même en plein janvier l'on rôtit au soleil, en ayant pour condiment une poussière blanche et aveuglante soulevée par les traînes des robes et le roulement des nombreux équipages! En fait de verdure, très peu de chose : une haie basse et glauque d'*Atriplex Halimus;* de place en place, un *Nerium Oleander,* un *Quercus Ilex* dont l'aspect grisâtre rappelle l'Olivier, un *Chamaerops* aux feuilles en éventail, un *Tamarix* défeuillé, quelques petits Caroubiers et enfin un arbre très insignifiant dont le tronc épais et nu est terminé par une tête monotone, avec des feuilles grandes et un peu glaucescentes : le *Phytolacca dioica.* Seulement ce qui rachète beaucoup de ces défauts, c'est l'admirable situation de la Promenade des Anglais : d'une part la Méditerranée, de l'autre une suite ininterrompue de charmantes villas, précédées

toutes d'un joli jardinet. Là fleurissent en plein air les plantes des contrées les plus chaudes : sans parler des Citronniers, des Orangers, des Lauriers d'une taille et d'une vigueur qui nous sont inconnues, je vous citerai, entre mille autres, une Térébinthacée, le Faux Poivrier (*Schinus molle*), avec ses rameaux flexibles et ses ravissantes grappes de baies qui passent par tous les tons, en allant du vert au jaune, et du jaune au rouge le plus vif; le *Yucca*, dont les fruits, d'une saveur assez agréable, mûrissent parfaitement à ciel ouvert, alors que nos serres les plus chauffées ne peuvent les conduire à maturité; les Mimosées d'Australie tout en fleurs, avec les étranges phyllodes longs et pendants, qui leur donnent l'aspect de certains de nos Saules, et enfin l'un des arbres les plus beaux et les plus utiles, les plus gigantesques et les plus gracieux, l'arbre peut-être qui, entre tous, réalise au plus haut degré la devise : *utile dulci*, le splendide, le bizarre, le majestueux *Eucalyptus globulus*. Nous nous figurons connaître cette plante lorsque nous en avons vu les chétifs échantillons qui végètent dans nos serres : erreur profonde! Ce serait juger un géant d'après un nain, un colosse d'après un pygmée. Rien, en effet, n'est plus différent que l'Eucalypte d'une année ou deux que nous voyons seul chez nous — nos exemplaires s'arrêtant bien vite dans leur croissance, — et l'Eucalypte de quinze, vingt, trente ans que l'on admire ici. C'est qu'il se produit chez ce végétal un phénomène d'hétéromorphisme des plus curieux. La plante que nous connaissons est herbacée ou, tout au plus, frutescente; celle des jardins de Nice est un arbre de vingt-cinq à trente mètres de haut, dont le tronc a près d'un mètre de diamètre; la plante de nos serres a des feuilles sessiles, opposées, très glauques, presque

pruineuses, largement ovales; la plante développée a des feuilles à long pétiole, alternes, vertes, lancéolées et que leur pointe recourbée rend même falciformes. L'*Eucalyptus globulus* a d'ailleurs un aspect tout particulier avec son écorce qui se détache et met à nu le liber, avec ses rameaux pleureurs, ses feuilles fortement résineuses, ses fleurs sans corolle, mais peuplées d'innombrables étamines jaunes et entourées d'un calice ligneux et blanchâtre qui perd son opercule à l'anthèse. Eh bien ! malgré le développement déjà magnifique que cet Eucalypte acquiert ici, il paraît que l'arbre des tropiques diffère encore plus de celui-ci, que celui-ci ne diffère de nos maigres spécimens, puisqu'il est, dit-on, le plus élevé de tous les végétaux, au point de dépasser même le *Sequoia* et de pouvoir — selon une belle expression de M. Planchon — ombrager encore le sommet de la plus haute des pyramides !

Quant à ses usages, ils sont innombrables : je vous rappellerai seulement qu'il a doté la pharmacie de remèdes nouveaux et salutaires, la table d'une liqueur excellente, la menuiserie d'un bois sans rival et les jardins d'un ornement splendide.

Si maintenant nous remontons jusqu'au commencement de la Promenade des Anglais, nous arrivons, le long du Paillon, au quai Masséna qui est garanti du soleil par de robustes *Eucalyptus*, alternant avec ce beau Palmier qu'on nomme *Phoenix dactylifera*. Sa tête qui s'épanouit brusquement au sommet d'un tronc épais, ses feuilles longues et pennées qui retombent avec grâce, ses folioles étroites et repliées sur elles-mêmes en forme de gouttière, ses grands régimes de dattes jaunes entourées d'une spathe presque ligneuse, lui donnent une apparence fort singulière. Malgré la

température si douce qui règne sur ce littoral, de tous les Dattiers de Nice et de ses environs, un seul, m'a-t-on raconté, parvient à faire mûrir ses fruits. C'est celui qui est placé en face de la préfecture. On ne sait trop la cause de cette bizarrerie ; peut-être faut-il l'attribuer à la chaleur des luttes politiques dont la préfecture est l'objectif et qui suppléent ainsi à la chaleur solaire insuffisante.

Si nous quittons un peu la ville pour la campagne, le paysage est ici ravissant : et que reste-t-il donc à désirer lorsqu'on trouve réunis les flots transparents, le ciel bleu, les rochers majestueux, cette trinité grandiose d'où sortent toutes les splendeurs de la Nature!

Pour le botaniste, cette région est un vrai paradis. Il y voit se succéder sur un espace de quelques lieues les climats les plus différents, depuis le littoral, véritable sanctuaire du soleil où la neige profane n'ose jamais pénétrer et où s'épanouit la végétation luxuriante de l'Afrique septentrionale, jusqu'aux montagnes qui nous offrent la flore alpestre de la Suisse et jusqu'aux sommets froids où se montrent les plantes glaciales de l'Islande.

Je ne puis malheureusement explorer un peu que la zone maritime, mais la part est belle et je n'ai pas à me plaindre. Malgré la saison si défavorable et quoiqu'au cœur même de l'hiver, je vous avouerai que je m'attendais à beaucoup; eh bien! j'ai trouvé davantage. Après un séjour d'environ trois semaines, je ne rapporterai pas moins de deux cents espèces, dont un grand nombre en fleurs et la plupart étrangères à notre pays. Je dois la plus grande reconnaissance à l'inépuisable amabilité de M. l'abbé Montolivo, bibliothécaire de la ville de Nice. Ce botaniste actif, auquel pas un coin des Alpes-Maritimes n'est inconnu,

veut bien guider mes recherches et c'est à lui que je dois la récolte de mes meilleures plantes.

L'étude de la flore niçoise a ceci de difficile, que l'excellent climat permet à la plupart des végétaux de se naturaliser et de se propager avec une rapidité incroyable. Aussi est-il très malaisé de distinguer les espèces indigènes des subspontanées : tous les rochers sont décorés d'une très belle plante, originaire du Mexique et qui ne fut introduite en Europe que dans le courant du XVI^e^ siècle, l'*Agave americana*. Ses grandes feuilles glauques, armées de redoutables épines, atteignent parfois ici une telle longueur qu'elles se replient vers le milieu pour retomber élégamment en arrière, tandis que, du centre de la rosette radicale, s'élève, haute et majestueuse, la hampe nue dans le bas et terminée par la pyramide étalée des rameaux fleuris. Je vous citerai encore plusieurs *Mesembryanthemum* du Cap de Bonne-Espérance qui abondent dans ces parages et surtout le fort étrange *Cactus Ficus indica*, avec sa tige formée d'articles épais, charnus et elliptiques, superposés bout à bout en tous sens, avec ses faisceaux d'aiguillons sétacés qui remplacent ses feuilles et dont la piqûre est des plus désagréables, avec ses fruits pourprés qui ont tout à fait l'aspect de la figue, mais une saveur bien moins délicate. Cette Cactée, quoique non indigène, est ici tellement commune que M. MONTOLIVO me raconte en avoir trouvé sur des rochers inaccessibles au milieu de la mer, à une distance considérable de toute habitation.

Mais sans s'occuper de ces hôtes étrangers, la flore est déjà bien assez riche et bien assez intéressante. Ce qui frappe tout d'abord dans la campagne niçoise, ce que l'on voit planté partout, la note dominante, le signe caractéristique, c'est l'Olivier. L'*Olea europaea* est

un arbre de six à dix mètres, ordinairement tortueux, qui, déjà à peu de distance du sol, se divise irrégulièrement en branches dont les zigzags bizarres s'étendent en tous sens. Son tronc sinueux, son écorce sombre et gercée, ses petites feuilles elliptiques, coriaces, roulées par les bords, d'un vert cendré en dessus, tout à fait argentées en dessous, ses ramuscules décombants et pleureurs, tout son feuillage enfin parsemé de taches noires, qui ne sont autres que les olives mûres, lui donne une teinte grise et monotone, conduisant droit à la mélancolie. Heureusement que tout le reste du paysage est un préservatif, un antidote suffisant. D'abord la cueillette des olives forme déjà une scène des plus animées. Au pied de l'arbre on a étendu un grand drap en toile épaisse, tout rapiécé. Dans l'arbre, un jeune et robuste gars secoue les branches les plus voisines, frappe d'un grand bâton les plus éloignées et fait tomber ainsi une vraie pluie d'olives que des femmes accroupies ramassent et jettent ensemble. Une fois mis dans des sacs, ces fruits sont envoyés au moulin à eau où la trituration en extrait l'huile. Les olives, telles que nous les connaissons, sont des fruits cueillis avant leur maturité et salés.

Ce qui sert encore puissamment à atténuer l'effet morne produit par l'*Olea europaea*, c'est le voisinage d'autres arbres dont la nuance est toute différente. Car derrière les plaines s'élèvent les montagnes, dont les ondulations profondes servent de lit aux torrents méandreux se frayant un chemin parmi les pierres, bavant sur les roches et bordés de Scirpes, de Joncs, de *Carex*, d'*Equisetum* aux tiges fines, des longs rameaux grêles du *Coriaria myrtifolia* et surtout du magnifique Roseau méridional à tige élevée, à feuilles larges, à épi étroit et serré, l'*Arundo Donax*. Or, comme

je l'ai déjà dit, les monts sont pour la plupart plantés de *Pinus halepensis*, bel arbre élevé, dont la tête toujours verte, au haut du tronc incliné et divisé vers la cime, s'élargit en un ample parasol. Par-ci par-là se dresse un *Quercus Ilex* aux petits glands bistrés, un *Nerium Oleander* sauvage avec ses feuilles lancéolées et presque toujours disposées trois par trois; plus loin, dans cette anfractuosité du rocher, apparaît un grand *Ceratonia Siliqua* femelle, tout à fait spontané, avec ses feuilles imparipennées, à folioles orbiculaires et luisantes, à courtes grappes de fleurs fort curieuses avec leur petit calice rougeâtre, leur stigmate sessile sur un ovaire allongé et recourbé qui deviendra la gousse. Cette gousse, la caroube, qui a une quinzaine de centimètres de long sur deux de large, est charnue, tapissée intérieurement de substance pulpeuse où sont enchâssées les graines lisses et arrondies. Ce fruit, à goût fort agréable, passe dans le pays pour n'être aimé que des chevaux et des Russes : j'avoue que je me sens, sur ce point, sujet du Tsar ou membre de la race chevaline.

Le Caroubier mâle, avec ses fleurs portant cinq étamines, se voit beaucoup moins souvent que le Caroubier femelle; cela provient de ce que les paysans tendent toujours à substituer celui-ci à celui-là, parce qu'il leur rapporte et qu'un pied mâle suffit à féconder un nombre considérable de pieds femelles. J'ai même vu dans une course avec M. l'abbé Montolivo un arbre staminé que l'on avait, par greffe, rendu pistillé : on voyait ainsi tout à la base naître sur le vieux bois quelques grappes mâles alors que, sur tout le reste de la plante, les fleurs n'étaient munies que d'ovaires. C'est également dans cette excursion que ce même botaniste m'a fait remarquer, parmi les Oliviers, une branche de *Ficus* provenant d'une graine tombée accidentellement sous

l'écorce d'un *Olea*, de façon qu'une moitié de l'arbre portait des figues et l'autre des olives.

Puisque nous voilà par hasard sous les Oliviers, cherchons par terre quels végétaux leur ombre abrite. Il y a surtout là, avec ses feuilles en fer de lance et sa spathe pourprée, une Aroïdée, la peste des plantations niçoises — mais une jolie peste — l'*Arum Arisarum* ou *Arisarum vulgare*. A côté, l'on aperçoit quelque reste flétri de la charmante Nigelle de Damas fort commune ici, un pied fané d'*Heliotropium europaeum*, ou une Bourrache aux pétales bleus, ou bien la teinte verte sombre des grandes et amples feuilles de l'*Arum italicum*. Au Cap Ferrat (dont le nom provient des minerais de fer qui constituent sa masse), sous les Oliviers de la magnifique propriété de M. Pollonnais, fleurissent déjà le *Narcissus niveus* Lois. (*N. papyraceus* Gawl.), aux feuilles élancées, aux superbes fleurs blanches et odorantes, et le joli *Oxalis libyca* Viv. (*O. cernua* Thunb.) aux longues corolles jaunes. C'est une plante du Cap de Bonne-Espérance qui s'est très abondamment naturalisée à certaines places des Alpes-Maritimes.

Tout près du Cap Ferrat, à sa droite et à sa gauche, se dressent près de la mer les rochers couverts de leur végétation si particulière, si caractéristique, si profondément niçoise. C'est là qu'on voit le mieux la différence de cette flore avec la nôtre. Des familles, qui dans nos espèces indigènes n'offrent que des plantes herbacées, y présentent des sous-arbrisseaux ou même des arbrisseaux véritables. Ainsi les Cistinées de notre calcaire ne nous donnent aucune idée des *Cistus* que l'on trouve partout ici : c'est le *Cistus albidus* aux feuilles tomenteuses et sessiles, le *Cistus salviaefolius* aux pétioles presque connés, le *Cistus monspeliensis* entièrement enduit de substance visqueuse. Les Papilionacées de

Belgique sont bien mesquines à côté d'arbrisseaux tels que le *Coronilla Emerus* aux pétales d'un beau jaune, ou le remarquable *Anthyllis Barba-Jovis* aux capitules jaunâtres, aux feuilles imparipennées d'un blanc d'argent et dont le tronc atteint plusieurs doigts d'épaisseur. Nos Labiées et notre humble *Globularia vulgaris* ne préparent guère au *Rosmarinus officinalis*, le romarin robuste et fortement parfumé qui atteint plus d'un mètre de haut, ni au *Globularia Alypum,* plante non moins élevée et ornée de fleurs d'un violet ravissant (1). Nos Euphorbiacées ne renferment rien non plus qui ressemble à l'*Euphorbia dendroides,* l'Euphorbe frutescente, au feuillage clair, gai et compact, qui tapisse tous les rochers du département, en compagnie de ses sœurs l'*E. segetalis,* l'*E. spinosa,* l'*E. serrata,* l'*E. Characias* et le très rare *E. Nicaeensis* All. Enfin aucune de nos Asparaginées n'acquiert le développement du *Ruscus aculeatus* aux cladodes épineux ou de l'élégant *Smilax aspera,* cet ornement de toutes les haies du Midi, dont les tiges grimpantes portent des feuilles cordées, aiguillonnées et souvent parsemées des plus capricieuses panachures.

Outre ces plantes, les rochers sont encore garnis de *Rhamnus Alaternus* qui fleurit dès janvier ; de trois Térébinthacées, le *Cneorum tricoccum,* les *Pistacia Terebinthus* et *P. Lentiscus,* dont j'ai conservé un curieux hybride (2) et des formes de feuilles fort embarrassantes ; d'*Alyssum maritimum* aux gentilles fleurs blanches ; de *Centranthus ruber* aux beaux corymbes rouges ; de petits *Ononis minutissima ;* de Myrte vert et

(1) J'en ai trouvé un pied à fleurs blanches, variation qui, je crois, n'a pas encore été signalée.

(2) Cf. De Saporta et Marion : *Sur un hybride spontané du Térébinthe et du Lentisque,* Paris, 1872.

embaumant; de *Ruta* dont le parfum n'est pas précisément aussi agréable; de nombreux *Sedum;* de *Cotyledon Umbilicus* (*Umbilicus pendulinus*), le Nombril-de-Vénus avec ses feuilles en cornet et ses grappes brunâtres; de *Rubia peregrina* qui s'accroche partout; de *Senecio Cineraria* (*Cineraria maritima*), grande Composée toute blanchâtre avec ses nombreuses calathides jaunes; de *Phagnalon saxatile;* de *Statice cordata* et d'*Andropogon* enfin, longuement aristé...

Autre part, on aperçoit des champs plantés d'Orangers, avec leurs têtes toutes constellées de l'or de leurs fruits et où se mêle harmonieusement au vert intense des vieux rameaux la teinte pâle et presque blanche des jeunes pousses. A leur pied et dans les cultures voisines, s'étalent les grappes serrées du *Fumaria capreolata* sur lequel M. Jordan a exercé sa verve infinitésimale, la grande Pâquerette, *Bellis sylvestris,* à la hampe élevée, aux feuilles parcourues par trois nervures et les fleurons jaunes du *Calendula arvensis,* le seul *souci* que connaisse le botaniste, comme dit la chanson.

Plus loin sur les terres labourées, rampent l'*Ecballium Elaterium* (*Momordica Elaterium*), Cucurbitacée à corolles jaunes, à fruits élastiques quand ils sont mûrs, et l'adorable *Veronica Cymbalaria* aux fleurettes blanches, tout à côté de *Setaria* parfois difficiles à déterminer, ainsi que d'une Crucifère et d'une Résédacée particulières à cette région : le *Reseda Phyteuma,* remarquable par son grand calice accrescent et le *Diplotaxis erucoides* aux pétales teintés de violet. J'ai aussi rencontré assez souvent sur le bord des chemins vers Villefranche, près de Nice, une autre Crucifère extrêmement rare et dont ces environs sont la seule habitation française. Je veux parler du *Sinapis pubescens* L. (*Brassica pubescens* Ardoino) avec ses grappes jaunes,

ses feuilles inférieures pinnatifides à segment terminal très ample et ses feuilles supérieures ovales. Une autre plante fort intéressante et que j'avais déjà rencontrée du côté de Venise est le *Verbascum sinuatum* aux feuilles onduleuses. Il croît assez fréquemment ici dans le voisinage de la mer, à côté d'une forme curieuse de *Cakile maritima* Scop., caractérisée par la grande taille des appendices cornus de sa silicule : M. Jordan a élevé cette variété au rang d'espèce, inutile de le dire, et l'a baptisée du nom de *Cakile littoralis*.

J'en aurais encore pour longtemps à vous énumérer toutes les merveilles qui se donnent rendez-vous dans cet Éden de l'Europe. Je vous peindrais les environs de Nice : la riante Villefranche avec sa jolie rade; tout en bas près de la mer, le tiède Beaulieu où viennent mourir les ondes bleues et tranquilles de la Méditerranée, et tout en haut, perchée sur la cime de son roc abrupt, le front dans les nuages, Eze la sombre; et le tortueux Vallon de Magnan; et la sauvage grotte de Saint-André, cette voûte que le torrent s'est frayée à travers le granit et que tapisse la plus ravissante des fougères, le délicat Adianthe Cheveux-de-Vénus; et le grandiose Vallon Obscur, qui semble une brèche fantastique taillée dans les rochers immenses par l'épée d'un géant; et les découpures capricieuses du Baus-Rous avec ses Hellébores verts, ses *Andropogon* brunâtres, ses Lavatères violacées, ses Centaurées roses, ses Asphodèles blancs; et Saint-Jean avec son bois de Pins d'Alep rempli de sa belle Bruyère frutescente, l'*Erica multiflora*, aux fleurs d'abord blanchâtres, puis roses, puis rouges, puis brunes et dont on observe là au moins douze formes, depuis la corolle dont les divisions atteignent la base et la rendent polypétale, jusqu'à celle dont les dentelures s'aperçoivent à peine;

et enfin Monaco, la principauté microscopique, assise au sommet de son bloc de roches, Monaco avec sa citadelle et ses soixante-douze soldats dont soixante et onze officiers, Monaco avec ses murailles ornées des grandes fleurs violettes du *Campanula macrorrhiza* et ses piles de boulets soudés entre eux par les Lichens et les Polytrics, Monaco le plus charmant des États et que régit un prince aveugle, dont pour surcroît de bizarrerie, la liste civile se compose de la rente que M. Blanc, le concessionnaire de la roulette, veut bien lui servir, Monaco ce coin neutre entre la France et l'Italie, Monaco ce nid d'aigles, habité tout au plus par des moineaux!.....

Voilà tout ce dont j'aurais encore à vous parler, cher Monsieur, mais je ne veux pas plus longtemps abuser de votre patience.

J'espère vous revoir bientôt à mon retour pour vous montrer les richesses végétales que je rapporte d'ici, et vous prie, en attendant, d'agréer l'assurance de ma respectueuse confraternité.

Nice, le 18 janvier 1875.

L'AGRICULTURE ET L'HORTICULTURE EN NORVÈGE (1)

A propos du travail de F. C. Schübeler : *Die Pflanzenwelt Norwegen's*

I

Lafontaine a dit un jour : *Il nous faut du nouveau, n'en fût-il plus au monde!* Et si l'on se borne à considérer notre vieille Europe, il est certain que les pays du midi et du centre de ce continent nous sont tellement bien connus dans leurs traits essentiels qu'ils ne sauraient nous offrir beaucoup de « nouveau »; à moins qu'on ne s'attache, avec la ténacité du spécialiste, à quelque point de détail. En est-il autrement pour les contrées septentrionales? Je suis porté à le croire; et l'intéressant ouvrage dont je veux entretenir un moment les lecteurs de la *Revue*, me semble avoir jeté un jour inattendu sur cette admirable Norvège que j'ai eu la bonne chance de visiter l'été dernier.

Peu de pays sont aussi mal jugés et aussi peu connus chez nous que celui-là.

La Norvège? Que peut-on nous dire de la Norvège?

Nous nous figurons, sous ce nom frileux, une contrée où n'habitent que l'Ours, le Loup, le Lapon et le Renne et où la teinte grise des rochers et le tapis blanc de la neige éternelle ne sont interrompus que rarement par le vert sombre des Conifères. Et c'est dans ce pays-là qu'on veut nous parler d'agriculture et d'horticulture? — Sans doute.

(1) Ce travail a paru dans la *Revue de l'Horticulture belge et étrangère*, 1877.

Il appartenait à un homme aussi haut placé par sa science, aussi érudit, aussi expérimenté que F. C. Schübeler, de dissiper nos préjugés à cet égard. Professeur de botanique à l'Université de Christiania, directeur du Jardin botanique de cette ville, il était mieux placé que personne pour nous dire quelle est la vraie situation de son pays, quels résultats on y a obtenus et quels enseignements la science peut tirer des observations qui y ont été faites.

Le livre de Schübeler est surtout destiné à l'étranger, comme il le dit lui-même dans sa préface, et c'est pour ce motif qu'il l'a publié, non pas en norvégien, mais en allemand. Il écrit du reste cette langue avec autant d'élégance que de pureté. Ce remarquable ouvrage, qui contient plus de 450 pages in-4°, avec 15 cartes et de nombreuses gravures, se compose de deux volumes : le premier date de 1873; il traite des conditions générales de la culture en Norvège; le second, qui a paru en 1875, s'occupe en particulier des principales espèces. Ainsi que je l'ai dit, nos idées sur la péninsule scandinave sont en général si incomplètes ou si inexactes, qu'il ne sera peut-être pas sans intérêt d'esquisser ici les grandes lignes du tableau si fidèle que nous a peint Schübeler.

Si la Norvège, dont la partie la plus méridionale est à peine plus au sud que la pointe du Groenland et dont l'extrémité boréale dépasse de beaucoup la latitude de l'Islande et atteint celle de la Nouvelle-Zemble, est habitable et civilisée, elle le doit sans contredit au *Gulf-Stream*. On sait que ce courant d'eau chaude part de la Guinée, sur la côte occidentale de l'Afrique, traverse l'Océan pour venir frapper de l'un de ses bras le continent américain dans le golfe du Mexique, de là franchit une seconde fois l'Atlantique, se dirige vers

l'Europe et envoie une partie de ses flots vers les côtes norvégiennes, à travers le détroit qui sépare l'Islande de la Grande-Bretagne. L'étude du *Gulf-Stream* présente donc la plus haute importance pour comprendre la température et par conséquent la végétation de la Scandinavie.

C'est avec raison que SCHÜBELER a rassemblé soigneusement les preuves concluantes que nous avons de son existence et de sa direction. Des bouteilles jetées à l'eau au milieu de l'Océan, des épaves, des Algues de la côte africaine, des graines tropicales, des poissons exotiques trouvés sur les côtes de la Norvège, enfin et surtout des expériences directes sur la température de la mer, tout démontre jusqu'à l'évidence qu'il existe réellement un courant marin venant de l'équateur vers le pôle et qu'il suit la route indiquée plus haut. L'influence du *Gulf-Stream* dans des régions aussi septentrionales que la Norvège est considérable. C'est grâce à lui que la température y est élevée en plein hiver de 10, 15, 20 et même 23° C. au-dessus de ce qu'elle est normalement sous ces latitudes, anomalie thermique dont n'approche aucun autre pays du globe. C'est grâce au *Gulf-Stream* que le thermomètre ne descend presque jamais au-dessous de — 20° C. le long des côtes de Norvège (y compris le Cap Nord, le point le plus boréal de l'Europe), qu'au Romsdal par 63° de lat. N. il n'atteint jamais — 10° C., alors que dans l'intérieur des terres, où l'influence du courant chaud ne se fait plus sentir, on observe jusqu'à 50° au-dessous de zéro !

Après avoir examiné d'une manière approfondie la température des diverses parties du pays, l'humidité, la pression barométrique, les vents régnants, les isothermes marins, bref tout ce qui se rapporte au

climat, d'après les données de l'éminent météorologiste de Christiania, le professeur H. Mohn, — l'auteur de la *Pflanzenwelt Norwegen's* nous indique la date de la floraison à Christiania d'environ 1,200 plantes, telle qu'elle résulte de vingt années de patientes observations. Une autre donnée était encore nécessaire : la date de l'arrivée des oiseaux voyageurs. Un zoologue norvégien qui a également cultivé avec succès la botanique, R. Collett, s'est chargé de la fournir.

La centième partie, à peine, de la Norvège est livrée à l'agriculture. Mais cette proportion semblera certes moins minime, si l'on se souvient que seules les portions échauffées par le *Gulf-Stream,* c'est-à-dire, guère plus que les côtes, sont cultivables; que d'ailleurs la population, subjuguée par cette sorte d'attraction fascinatrice que l'Océan exerce sur tous ceux qui vivent le long de ses rivages, préfère généralement le filet du pêcheur à la bêche du cultivateur et la barque légère à la lourde charrue.

Et pourtant les résultats actuels ne sont pas à dédaigner : l'agriculture s'est avancée peu à peu jusque vers le 70e degré de latitude, c'est-à dire à 20 degrés du pôle seulement; et plus au nord, sur les bords mêmes de l'Océan glacial, où les céréales ne mûrissent plus, le jardin survit au champ et l'habitant isolé fait croître encore autour de sa hutte de bois, quelques légumes et quelques fleurs.

Schübeler a même tout récemment (1) attiré de nouveau l'attention de ses compatriotes sur l'avantage qu'il y aurait à multiplier ces petits jardins dans les provinces les plus septentrionales; il a proposé pour

(1) Havedyrkningens Værd og Nytte, dans le *Morgenbladet* des 5 et 6 janvier 1877.

l'enseignement un système de *jardins scolaires* (Skolehave) que nous ne ferions peut-être pas mal d'adopter en Belgique.

Les détails les plus complets de l'ouvrage se rapportent à la Capitale et aux beaux résultats obtenus au Jardin botanique, sous l'intelligente impulsion de Schübeler. Christiania (59° 55′ lat.) a une température moyenne annuelle de 5°2 C. Le thermomètre y accuse en janvier une moyenne de — 5°1; en juillet, de 16°5 et pour la période du 1er mai au 1er septembre de 14°. Ce n'est donc pas sans surprise que nous apprenons qu'on y cultive avec succès, en plein vent, 70 variétés de Poires, 350 variétés de Pommes (1) et même l'Amandier qui gèle complètement à St-Pétersbourg; le *Momordica Elaterium*, petite Cucurbitacée de la région méditerranéenne, y mûrit chaque année ses graines; les Pêches et les Abricots en espalier y donnent ordinairement des fruits tout à fait mûrs.

II

Même en dehors de la capitale, Schübeler est parvenu à réunir des données fort complètes sur la culture. Il y est arrivé en installant par-ci par-là, dans tout le pays et principalement le long des côtes, de nombreuses *stations d'essai* dues tout entières à l'initiative privée. Sur ses indications, des plantes y sont mises en expérience, les températures y sont observées et tous les résultats sont consignés dans des rapports qu'on lui adresse. Il a de cette façon obtenu des détails très précis sur les limites polaires auxquelles les

(1) Le Poirier réussit sur les côtes de Norvège jusque vers le 64e degré et le Pommier jusque vers le 66e, toujours grâce à l'influence du *Gulf-Stream*.

espèces peuvent être cultivées et sur les modifications qui surviennent à mesure qu'on s'avance vers les contrées plus boréales. Un des résultats les plus positifs et certes des plus intéressants qu'il a ainsi dégagés d'expériences variées et multiples, c'est l'influence indéniable de la lumière prolongée que reçoivent en été les contrées circumpolaires.

On n'ignore pas que si, pendant l'hiver, ces régions sont plongées dans une complète obscurité, pendant l'été, au contraire, les journées y ont une longueur inconnue dans nos climats. En cette saison, dans le nord de la Norvège, par exemple, le soleil ne descend pas un instant sous l'horizon durant deux mois à deux mois et demi. De là certains phénomènes particuliers, exceptionnels, que la végétation présente. Plusieurs fois déjà, on avait reconnu une certaine influence de cette clarté continue, et Alph. de Candolle, entre autres, en parlait, en 1855, dans son intéressante *Géographie Botanique raisonnée* (1). Mais c'est à coup sûr Schübeler qui a examiné le premier cette question sous toutes ses faces et qui a reconnu tous les effets principaux de cette influence. Résumons ici ses conclusions essentielles (2).

Tout d'abord, par l'action de cette lumière prolongée, les diverses espèces se développent au moins aussi vite que sous nos latitudes, quoique la température soit plus élevée chez nous. Si l'on compare le temps que mettent les plantes à croître dans des endroits situés entre l'équateur et les régions tempérées, on voit que, plus la température est élevée, plus le développement

(1) Vol. I, pp. 203, 260-261, 350, 403 et passim.

(2) Schübeler, Vaextlivet i Norge, pp. 55-57, et Viridarium norvegicum, p. 147. Fearnley, Sollysets Fordeling paa Jordoverfladen, *i Forhandlinger i Videnskabs-Selskabet i Christiania*, 1868, pp. 345-50.

est rapide, indépendamment de la latitude. Au contraire, dans les régions polaires, où les très longs jours interviennent, le développement s'accélère malgré le froid, et cela, à température égale, d'autant plus, qu'on avance davantage vers le Nord. Nous citerons un seul exemple, parce que nous espérons étudier plus longuement cette question dans un autre travail, et nous choisirons ici l'Orge, puisque de toutes les céréales c'est celle qui s'avance le plus vers le Nord. Voici les résultats des recherches de SCHÜBELER rapprochés de ceux que donne BOUSSINGAULT (1).

Au Caire, l'Orge met 90 jours à mûrir, par une température moyenne de 21° C.; à Bechelbronn en Alsace et à Kingston (41° 50′ lat. N.), aux États-Unis, elle emploie 92 jours par une température moyenne de 19° C.; à Santa Fé de Bogota, dans la Nouvelle-Grenade, près de l'équateur, mais à une altitude considérable, il lui faut 122 jours par 14°7 C. de température. — Passons aux côtes de la Norvège. Dans l'île de Halsnö (59° 47′ lat. N.), il faut 117 jours par 11°6 C. de température moyenne; à Bodö (67° 17′), il en faut 101 à 102 par 9°7 C. de température; à Strand (68° 46′) et à Skibotten (69° 28′), il en faut 98 par une chaleur de 10°8 C.; enfin dans le Syd-Varanger au 70e degré de latitude environ, il faut 76 jours seulement par 11° C. de température moyenne!

La moyenne de Christiania n'est pas facilement comparable aux chiffres que nous venons de citer, à cause du climat relativement continental qui y règne; sous une latitude de 59° 55′, égale à celle de Halsnö par conséquent, il y fait en été 14° C. en moyenne, aussi l'Orge y mûrit-elle en 89 à 90 jours.

(1) *Économie rurale.*

A côté de cette importante observation, il convient d'en consigner une autre, que SCHÜBELER a également mise nettement en lumière. Des graines provenant de contrées septentrionales ou de montagnes élevées, sont extraordinairement précoces pendant les premières années, quand on les sème dans un lieu plus méridional. Un seul exemple : de l'Orge provenant d'Alten, tout au nord de la Norvège (70° lat. N.), n'a employé à Christiania que 55 jours depuis le moment des semailles jusqu'à celui de la maturité complète! On voit aisément quel immense parti l'agriculture et l'horticulture peuvent tirer de cette particularité : veut-on des primeurs, on fait venir des graines du Nord ; veut-on au contraire des produits tardifs, on se procure des semences du Midi. L'importance de ce fait a du reste attiré dans les derniers temps l'attention des spécialistes : A. DE CANDOLLE en faisait, il n'y a pas longtemps, l'objet d'une note à l'Académie des sciences de Paris (1), et tout dernièrement WITTMACK a institué une série d'expériences comparatives dont la *Botanische Zeitung* vient de donner le résumé (2). Ces deux savants ont pleinement confirmé, au sujet de cette précocité des graines du Nord, les observations de SCHÜBELER (3).

Il est encore d'autres faits que l'auteur de la *Pflanzenwelt Norwegen's* rattache à l'influence des longues

(1) Comptes rendus de l'Académie des sciences, 7 juin 1875.

(2) Année 1876, n° 52 (29 décembre), p. 823, et *Landwirthschaftliche Jahrbücher* V.

(3) Voir aussi : *Archives des sciences physiques et naturelles* de GENÈVE, 15 janvier 1878 : A. DE CANDOLLE, *Sur l'existence de races physiologiques dans les espèces végétales à l'état spontané*, — et le travail de NAUDIN et RADLKOFER que DE CANDOLLE cite. — H. HILDEBRANDSSON dit à ce sujet : Cette marche singulière des différents isothermes explique cette particularité du développement de la végétation le long des côtes suédoises de la Baltique, d'être de plus en plus rapide vers le Nord à mesure que le printemps s'avance, ce qui n'est pas le cas à l'intérieur du continent. (Cité dans *Ciel et Terre*, 15 avril 1881, p. 88.)

journées du Nord. L'accroissement, en volume et en poids, des graines, que l'on constate en comparant les produits norvégiens à ceux de l'Europe centrale et méridionale, n'est pas le moins remarquable. De la Laitue (*Lactuca sativa*), venant d'Erfurt, a présenté en Norvège une augmentation de 50 % dans le poids de ses graines; du Thym, originaire de Lyon, 71 %; de la Phléole des prés, provenant du Canada, 45 à 61 %; du Froment, également du Canada, 8 %; enfin, en comparant les graines de la *Bourse à pasteur* sauvage en Allemagne, à celles de la même plante sauvage en Norvège, on a trouvé chez celles-ci un poids supérieur d'environ 9 %. Les expériences inverses ont conduit au même résultat : des graines de Norvège ont perdu notablement de leur poids par la culture à Breslau. Les études de J. Sachs au sujet de l'influence qu'exerce la lumière sur la formation de l'amidon et les travaux de Laskowsky ont, depuis, confirmé l'opinion de Schübeler; toutefois, les dernières recherches de Wittmack (1) ne semblent point aussi favorables à cette manière de voir.

La pigmentation plus forte des graines, la grandeur et la coloration plus intense des fleurs et des fruits, la saveur plus prononcée de tous les produits végétaux — comme l'avait déjà remarqué, entre autres, Wahlenberg (2) — en même temps que la diminution dans la proportion du sucre chez les plantes, sont autant de faits que Schübeler démontre dans son ouvrage et qu'il croit pouvoir rapporter à la longueur des jours

(1) *Botanische Zeitung*, 1876, nº 52 (29 décembre), p. 825.

(2) Baccae in alpibus (lapponicis multum grandiores et sapidiores sunt quam in sylvis, itaque a Lapponibus minime spernuntur. « Les baies sont beaucoup plus grandes et plus savoureuses dans les montagnes de la Laponie que dans les forêts : aussi les Lapons en font-ils grand cas. » *Flora lapponica*, Berlin, 1812, p. 274.

arctiques. Car, dit-il au sujet des deux dernières observations, « je pense que la lumière répond à l'arome, comme la chaleur à la richesse en sucre ».

En présence de faits aussi remarquables, auxquels très probablement les rayons chimiques de la lumière solaire ne sont pas étrangers, on ne peut que regretter que l'étude de ces rayons soit actuellement si peu avancée et que notamment l'actinométrie soit tout à fait négligée dans les observatoires météorologiques.

Nous avons ainsi examiné rapidement le contenu du premier volume de la *Pflanzenwelt Norwegen's*. Le second qui, nous l'avons dit, passe une à une en revue les principales espèces sauvages et cultivées, ne se prête point, par cela même, à être résumé. Nous dirons seulement qu'il renferme, comme le premier, une foule de renseignements qui, pour être plus spéciaux, n'en sont pas moins intéressants. Il sera même consulté avec fruit par les hommes adonnés aux branches les plus diverses. L'horticulteur pourra y voir, par exemple, quelles espèces résistent le mieux aux froids intenses; l'agronome y trouvera des renseignements multiples sur le rendement des différentes cultures et sera certes étonné des beaux résultats obtenus en Norvège avec la Pomme de terre; l'arboriculteur y lira, entre mille autres passages, une notice instructive sur la reproduction du Sapin par rhizomes; le phytographe y remarquera les diagnoses de quelques formes nouvelles, telles que *Prunus spinosa* variété *minor*, *Prunus spinosa* variété *major* et *Prunus borealis;* le géographe et l'historien y puiseront de précieux renseignements; le jurisconsulte y verra de curieux extraits d'anciennes lois scandinaves; le philologue y trouvera les noms norvégiens, suédois, islandais, féroïens, lapons, des principales plantes et y appren-

dra, par exemple, l'origine du nom de l'*acide litmique*, qu'on extrait de la teinture de tournesol; l'ethnographe enfin y rencontrera à chaque pas des détails intéressants ou bizarres sur les mœurs, les croyances, les préjugés norvégiens et les traces que l'on remarque encore, dans ce pays, de l'ancien culte païen.

Ce que nous avons dit de la *Pflanzenwelt Norwegen's* suffira, nous l'espérons, pour qu'on en apprécie la valeur et l'importance. Schübeler, dont le savoir, l'expérience et les nombreux travaux de vulgarisation ont déjà rendu tant de services à sa patrie, a fait par ce livre, pour l'agriculture et l'horticulture norvégiennes, ce que A. Blytt vient de faire pour la botanique descriptive de ce pays, par son bel ouvrage *Norges Flora*. C'est une vaste entreprise que ces deux hommes ont menée à bonne fin, grâce à cette ténacité, à cette ardeur au travail qui semblent les signes caractéristiques des peuples obligés de lutter contre la nature et d'être, dans toute la force du terme, les artisans de leur propre fortune. Aussi notre admiration doit-elle croître en raison même des obstacles vaincus, et quand nous voyons un pays produire des hommes aussi distingués et des travaux aussi remarquables, quand nous voyons un pays qui confine à l'Océan glacial donner l'exemple de l'instruction au monde civilisé et ne pas renfermer, d'après les dernières statistiques, 2 % d'illettrés, n'est-ce pas le moment ou jamais de répéter ce mot célèbre :

« *C'est du Nord aujourd'hui que nous vient la lumière!* »

SUR LA STRUCTURE ET LES MODES DE FÉCONDATION DES FLEURS (1)

> Whoever is led to believe that species are mutable will do good service by conscientiously expressing his conviction.
>
> DARWIN, *Origin of Species*, p. 423.

Le travail que nous avons l'honneur de présenter à la Société a eu pour origine quelques observations entreprises par nous en 1876 et en 1877. Ces recherches ont été commencées à propos d'une conférence que l'un de nous fit au Cercle des Jeunes Botanistes, en mai 1876, sur « les Insectes et les Plantes ».

Cette note est divisée en trois parties. La première traite d'une façon générale de la structure des fleurs dans ses rapports avec leur fécondation. Nous avons tâché d'y résumer les résultats des intéressantes études poursuivies à ce sujet, pendant les dernières années, dans les diverses parties du globe, et auxquelles les admirables travaux de CH. DARWIN ont si magistralement tracé la voie. Plusieurs de nos confrères de la Société de Botanique nous ont demandé cet aperçu et nous sommes heureux de répondre à leur désir; car les travaux sur cette matière sont disséminés dans de nombreuses publications, souvent très difficiles à réunir, et écrites en plusieurs langues. Il était donc utile d'en résumer ici les principales conclusions.

(1) Ce travail a paru dans le *Bulletin de la Société royale de Botanique de Belgique*, t. XVII, pp. 38-248, 1878, sous le titre suivant : Sur la structure et les modes de fécondation des fleurs et en particulier sur l'hétérostylie du *Primula elatior*, par LÉO ERRERA et GUSTAVE GEVAERT. Première partie. Avec un appendice sur les *Pentstemon gentianoides* et *Pentstemon Hartwegi*, par LÉO ERRERA.

En outre, la plupart des ouvrages généraux les plus récents sur la question n'ont pas encore été traduits en français (1), et c'est, croyons-nous, la première fois que des études paraissent en Belgique sur les dispositions florales considérées au point de vue de la fécondation par du pollen étranger. Nous serons trop heureux si nous parvenons à engager quelques botanistes belges à s'occuper aussi d'une portion de cette branche vaste et nouvelle qui nous réserve encore tant de découvertes (2). L'étude de la botanique descriptive a atteint dans notre pays un haut degré de perfection, et la grande ardeur que l'on a mise de toute part à explorer notre sol a conduit à une connaissance fort complète de notre flore phanérogamique. Ne serait-il pas temps de tourner les yeux vers la biologie végétale, qui — sauf quelques rares et éclatantes exceptions — a été jusqu'ici bien peu cultivée en Belgique ?

La première partie a surtout pour but d'établir l'état actuel de la question. Afin d'en abréger la lecture à ceux qui sont au courant de tous les travaux publiés dans les dernières années sur la fécondation des plantes par les Insectes, nous allons indiquer les passages où nous énonçons des observations ou des opinions soit neuves, soit opposées à la manière de voir courante. Ils méritent peut-être un coup d'œil, même de la part des spécialistes : La variabilité est-elle limitée ? (§ 2). — Terminologie (§ 3). — Quelle valeur faut-il accorder au croisement entre fleurs du même pied ? (§ 4). — Poids des graines chasmogames et cléistogames de l'*Oxalis Acetosella* (§ 7). — Les

(1) Particulièrement le dernier livre de Ch. Darwin et les œuvres de Hermann Müller, Hildebrand, Delpino, Axell et Kerner.

(2) Un de nos savants distingués, J.-J. Kickx, a aussi récemment (*Revue de l'Horticulture belge et étrangère*, mai 1877, p. 100) appelé l'attention sur l'importance et l'intérêt de cette partie de la science.

plantes cléistogames ont souvent des capsules projectiles (§ 7). — Fleurs hémi-cléistogames (§ 7). — Pédoncules floraux colorés (§ 7). — Comment les couleurs et les odeurs agissent-elles sur les Insectes ? (§ 7). — Observations sur la fécondation des *Muscari botryoides, Linaria striata, Tritoma Uvaria, Hedychium coronarium, Teucrium, Plectranthus fruticosus, Coleus Blumei, Monarda ciliata, Geranium phaeum, Lobelia Dortmanna, Allium fistulosum, Gladiolus gandavensis, Yucca* (*sp. aff. Y. filamentosae*), *Veronica longifolia* et espèces voisines, *Gagea spathacea, Prunus Laurocerasus* (§ 8). — *Specularia* (§ 8). — *Lychnis* (§ 8). — Poids et nombre des graines chez les fleurs ♀ et les fleurs ♀ de *Thymus Serpyllum* et *Plantago lanceolata* (§ 8). — Observations sur les *Plantago* (§ 9). — Sur les causes qui déterminent les caractères des êtres organisés (§ 10).

Dans la deuxième partie de notre travail, nous examinerons de plus près ce que l'on sait sur l'hétérostylie en général, et en particulier sur celle que présentent les Primevères.

Dans la troisième partie, nous exposerons le résultat de nos recherches personnelles sur les *Primula ;* les unes ont pour objet la confirmation ou la rectification de points déjà étudiés, les autres l'examen de quelques points nouveaux. Il pourra paraître téméraire de nous aventurer sur un terrain parcouru par les maîtres de la science moderne, et, comme la question de l'hétérostylie des *Primula* a été spécialement traitée par Darwin, il y reste peu de chose à élucider pour ceux qui viennent après lui, ainsi que le faisait déjà remarquer J. Scott (1). Cependant, il ne faut point

(1) *Journal of the Proceedings of the Linnean Society*, VIII, 1864, Botany, p. 86.

l'oublier, dans cette étude toute contemporaine, il n'est pas superflu de confirmer des faits acceptés avec défiance de divers côtés et vérifiés seulement par un très petit nombre de naturalistes. Hermann Müller et Hugo de Vries (1) ont insisté avec raison sur la nécessité qu'il y a de contrôler ce genre d'observations dans des pays différents, afin d'arriver à quelque chose de positif sur les particularités de structure, le mode de fécondation et les Insectes fécondateurs des fleurs. Enfin, nous nous permettrons encore de rappeler que, parmi les trois espèces principales démembrées de l'ancien *Primula veris* de Linné, les *P. officinalis* et *acaulis* ont été beaucoup plus étudiés au point de vue de leur fécondation que le *P. elatior :* et c'est sur cette dernière espèce que nos observations ont surtout porté.

On trouvera sous forme d'appendice à la première partie de ce travail, une étude biologique et morphologique sur deux espèces du genre *Pentastemon*.

Bruxelles, 1er juillet 1878 (2).

(1) Herm. Müller, *Die Befruchtung der Blumen durch Insekten und die gegenseitigen Anpassungen Beider. Ein Beitrag zur Erkenntniss des ursächlichen Zusammenhanges in der organischen Natur*. Leipzig, 1873, p. 21. — Hugo de Vries, *Nederlandsch kruidkundig Archief*, 1875, II, 1, p. 66. — Hildebrand, *Botanische Zeitung*, 1864, nº 1, pp. 1 et 4.

(2) Depuis la première publication du présent ouvrage, Léo Errera avait continué à rassembler toutes les notes bibliographiques nouvelles sur la biologie florale, et diverses additions manuscrites étaient faites en marge de son exemplaire. L'ouvrage de P. Knuth : *Handbuch der Blütenbiologie* (Leipzig, 1898-1905), renferme une bibliographie très complète de la question et dispense d'en rééditer une ici. Quant aux additions indiquées pour le texte même, elles ont été reprises dans la nouvelle édition et placées entre crochets.

Ce travail datant d'il y a trente ans, plusieurs chapitres, notamment ceux qui traitent de la variabilité et de l'hérédité, ont vieilli considérablement. Mais il ne nous appartient pas de les remanier; nous nous contentons de renvoyer le lecteur à des travaux plus récents dans lesquels Léo Errera a résumé ses idées sur l'évolution des organismes et sur la variabilité des structures florales : *Une leçon élémentaire sur le Darwinisme* et *Sur les caractères hétérostyliques secondaires des Primevères*, travaux qui font partie de la présente publication.

SOMMAIRE

§ 1er. Rôle des diverses particularités de la fleur. — § 2. Genèse des êtres vivants et finalité. — Espèces cultivées. — Espèces sauvages : variation et hérédité. — Survivance des mieux adaptés. — La variabilité est-elle limitée ? — § 3. Application à la structure des fleurs. — Terminologie. — § 4. Avantages du croisement. — Expériences de Darwin. — Autogamie et xénogamie. — Formule de la loi du croisement. — Gitonogamie. — § 5. Structures allogamiques. — Structures autogamiques succédanées. — § 6. Agents divers de l'allogamie. — § 7 Particularités qui amènent la visite des Insectes : chasmogamie et cléistogamie. — Nectar, etc. — Organes colorés. — Odeurs. — Organes d'appui, etc. — § 8. Particularités qui amènent le croisement. — Pollen et stigmate. — Pollen prépotent. — Aperçu des principales structures florales : I. Individus monomorphes : — 1. Fleurs monomorphes. — 2. Fleurs pléomorphes. — II. Individus pléomorphes : A) Individus hétéromésogames. — B) Individus hétérostyles. — C) Individus hétérodichogames. — D) Individus polyoïques. — § 9. Développement progressif des structures florales. — § 10. Conclusion.

Chez les végétaux, il y a un organe qui, entre tous, nous apparaît sous les formes les plus variées : c'est la fleur. Tantôt sa corolle se réduit à quelques écailles imperceptibles, tantôt elle atteint de gigantesques proportions comme dans le *Victoria regia;* tantôt elle est régulière, tantôt elle présente les formes les plus capricieuses; ici le pollen et les ovules arrivent au même moment à l'âge adulte, là un temps notable sépare les époques de leur maturité. La couleur de la fleur, l'instant du jour auquel elle s'épanouit, le nectar qu'elle élabore, le parfum qu'elle répand, les mouvements que souvent ses diverses parties exécutent, tout cela contribue à en faire parfois un appareil extrêmement complexe, alors que parfois elle ne s'élève pas au-dessus du type le plus simple que nous puissions nous figurer.

Il n'y a pas encore très longtemps, le botaniste se trouvait en face de ces structures, aussi incapable de comprendre la simplicité des unes que la complication des autres.

Dans le règne animal, on était déjà parvenu à se rendre compte, au moins dans la plupart des cas, du rôle que chaque partie d'un appareil joue dans le fonctionnement de l'ensemble.

Si nous examinons de même un appareil floral compliqué, comme un *Catasetum*, une Aristoloche ou un *Posoqueria fragrans*, nous nous rappellerons immédiatement que jusqu'à ces dernières années on ne soupçonnait pas — bien plus, on ne cherchait même pas à comprendre — le rôle de toutes les dispositions délicates qu'il offre. Le botaniste trouvait la fleur, il en décrivait les formes et les teintes, le parfum et les mouvements, mais il ne lui venait guère à l'idée de se demander ce que tout cela signifie. On se contentait souvent de dire que les fleurs ont été créées brillantes pour charmer l'homme, roi de la création : et l'on se figurait avoir tout expliqué.

§ 1er

Rôle des diverses particularités de la fleur

Linné (1) (1750) paraît être le premier à donner quelques indications sur l'utilité de certaines structures pour la vie du végétal. Un excellent observateur, Christian Konrad Sprengel (1793) fit faire un pas

(1) Caroli Linnæi, Philosophia botanica, ed. 2 (Berolini, 1780), Cap. V.

immense à la question, en reconnaissant le rôle capital que les Insectes remplissent dans la fécondation de beaucoup de plantes (1). Il s'aperçut qu'en venant butiner dans les fleurs, ils effectuent souvent le transport du pollen sur le stigmate et que la plupart des détails de structure florale concourent, avec une précision quelquefois incroyable, à ce mode de fécondation.

Aujourd'hui, appuyés sur la théorie de la sélection naturelle, nous savons que pour qu'une particularité quelconque se perpétue chez un être, il faut avant tout qu'elle lui soit avantageuse. Or on ne comprend pas, au premier abord, quel profit il y a pour la plante à ce que le pollen soit transporté sur la surface stigmatique par un Insecte, au lieu d'y tomber naturellement.

Quoique bien près de trouver la solution, SPRENGEL ne reconnut pas l'utilité des Insectes. Il constata que souvent leur intervention amène le croisement des fleurs différentes d'une même espèce, sans chercher quel avantage ce croisement pouvait offrir : il ne restait donc plus qu'à admettre que, si les fleurs sont belles et si leurs sucs sont parfumés et sucrés, c'est uniquement pour plaire aux Insectes et leur fournir de la nourriture! Et c'est à cette interprétation d'un autre âge qu'un botaniste distingué, TREVIRANUS, préférait encore se rallier en terminant, il n'y a pas quinze ans, un travail sur ce sujet (2).

Ainsi un premier progrès était accompli. Le fonctionnement des diverses parties d'une fleur compliquée était au moins clairement entrevu : il conduit à sa

(1) C. K. SPRENGEL, *Das entdeckte Geheimniss der Natur im Bau und der Befruchtung der Blumen.*

(2) L. C. TREVIRANUS, *Botanische Zeitung*, 1863, n° 2, p. 16.

fécondation au moyen des Insectes. Mais un progrès plus grand restait encore à faire (1).

§ 2

Genèse des êtres vivants et finalité (2)

Serait-on satisfait de l'historien qui, expliquant les rouages d'une institution sociale, n'étudierait pas en même temps la manière dont elle a, peu à peu, progressé, depuis sa première et timide ébauche jusqu'à l'état de perfection relative qu'elle a atteint? En chimie, la connaissance d'un composé n'est complète que lorsque, après son analyse, nous nous sommes rendu compte de la façon dont il s'est produit, de son mode de formation, de sa synthèse, en un mot. L'étude d'un organisme vivant fait surgir les mêmes questions. D'abord, nous constatons sa structure, son anatomie, le rôle de ses organes — c'est l'analyse; ensuite, si nous ne voulons pas le regarder, bouche béante, comme un mystère, il nous faut absolument interpréter comment ces organes ont pris naissance, de quoi ils dérivent, par quelles étapes ils ont pu passer — c'est la synthèse.

Il y a même chez l'être vivant une difficulté toute particulière que ne présente pas le composé chimique : sa finalité apparente. La plupart des particularités d'une plante répondent si bien à ses besoins — les détails des structures florales en offrent, entre autres,

[(1) Un bon historique de la biologie florale est donné dans : Mac Leod, *Over de Bevruchting der Bloemen*, Gand, 1894.]

[Nous renvoyons aussi, une fois pour toutes, au beau travail que nous avons cité déjà : P. Knuth, *Handbuch der Blütenbiologie*, 1898-1905.]

[(2) Pour tout ce § voyez L. Errera, *Leçon élémentaire sur le Darwinisme*.]

une preuve éclatante — que l'impression produite sur notre esprit est celle d'une machine *construite exprès pour un but déterminé*.

Tant que cette finalité n'était pas expliquée par des lois naturelles, tant que la genèse des êtres vivants restait un mystère, les sciences biologiques n'étaient point sorties de leur période d'enfance.

Ce progrès incommensurable, préparé lentement et depuis longtemps (auquel, entre autres, LAMARCK, GOETHE, GEOFFROY ST-HILAIRE, LYELL et notre D'OMALIUS D'HALLOY ont tant contribué) a été enfin accompli. Dans son célèbre ouvrage « *The Origin of Species* », paru en 1859, DARWIN a exposé la genèse des espèces avec une clarté, une rigueur de démonstration, une abondance de preuves, un esprit scientifique, un enchaînement que l'on n'avait pas atteints avant lui. Chacun connaît les idées qu'il a émises et qui, depuis, ont été adoptées et soutenues par un grand nombre de savants. Toutefois, comme l'interprétation des structures florales dans leurs rapports avec les Insectes repose sur ces principes, et, à son tour, les démontre avec une rare évidence, et comme d'ailleurs les théories transformistes n'ont pas encore appelé en Belgique l'attention générale des botanistes, ainsi qu'elles le méritent, il nous a paru utile d'en dire ici quelques mots.

ESPÈCES CULTIVÉES. — Nous l'avons vu plus haut, le naturaliste qui cherche à comprendre les êtres vivants rencontre une difficulté capitale : c'est leur parfaite adaptation au milieu organique et inorganique où ils vivent. Or les forces de la matière agissent aveuglément, fatalement : comment jamais concevoir que ces seules forces donnent naissance à un organe qui semble *fait pour sa fonction* ? Voilà le grand pro-

blème. Il est naturel de rechercher si d'autres cas, où il semble aussi y avoir adaptation à une fin déterminée, ne jetteraient pas quelque lumière sur l'apparente finalité des organismes. Eh bien! les animaux domestiques et les plantes cultivées nous offrent précisément un exemple frappant. Tous sont admirablement appropriés au but que s'est proposé l'homme en les domestiquant.

On sait comment l'homme arrive à ce résultat. Les plantes issues des graines d'une même capsule, les jeunes produits par le même couple d'animaux sont certes semblables entre eux et aux parents, mais présentent aussi des différences individuelles infiniment variées. C'est ce que nous montrent l'observation et l'expérience de tous les jours. Comme l'éleveur s'efforce d'améliorer la race, et qu'il ne peut pas d'ailleurs laisser se reproduire, vu leur nombre, tous les animaux ou toutes les plantes qu'il a obtenues, il est bien obligé de faire un choix, une *sélection :* il conservera de préférence, pour les accoupler, les individus qui répondent le mieux au but qu'il s'est proposé. Dans le cas le plus ordinaire, la transmission des caractères sur lesquels porte la sélection se fait à une partie seulement des descendants; l'autre partie retourne au type primitif. Mais le nombre de ces derniers diminue à chaque génération et, comme dit une autorité des plus compétentes, Hofmeister, la variété devient « tout aussi relativement constante que les espèces qu'on trouve dans la nature, c'est-à-dire que les soi-disant *bonnes espèces* (1) ».

(1) W. Hofmeister, *Allgemeine Morphologie*, p. 565 : « ebenso relativ formbeständig, als die in der freien Natur sich findenden, sogenannten reinen oder guten Arten es sind ».

Hofmeister a ainsi fixé une race de *Papaver somniferum* à étamines internes transformées en carpelles. La première année (1863), 83 % retournaient au type, 11 % n'avaient que quelques étamines modifiées, et seulement 6 % en avaient un grand nombre; — la sélection fut poursuivie, et au lieu de 6 %, il y en eut l'année suivante 17 %; puis 27 %; puis 69 %; et enfin, en 1867, 97 %! — Chez le *Nigella damascena polysepala*, chez le *Ranunculus arvensis inermis*, l'*Atropa Belladona flava*, le *Sedum album albissimum*, etc., H. Hoffmann, auteur de patientes et remarquables recherches expérimentales sur la variabilité, a obtenu une fixation *absolument* complète et parfaitement transmissible (1).

[On admet généralement que les races obtenues par sélection artificielle « retournent au type » si on cesse la sélection. A. de Vries montre (2), pour le *Papaver somniferum polycephalum*, qu'il n'en est rien et que, même par sélection, on ne peut supprimer tout à fait les traces du caractère nouveau une fois fixé.]

On trouvera, dans les traités spéciaux, de nombreux exemples des changements considérables que l'homme peut obtenir ainsi par sélection. Ces faits que l'on pourrait citer en très grand nombre conduisent à deux conclusions importantes :

1° Si les espèces domestiques répondent exactement au but que l'homme se propose en les élevant, c'est par suite de la *sélection* qu'il exerce : il ne laisse se reproduire que les individus variant dans le sens voulu par lui et il élimine rigoureusement tous les autres;

2° Par cela seul qu'il accumule, de génération en

(1) *Untersuchungen über Variation*, dans *Berichte der Oberhessischen Gesellschaft für Natur- und Heilkunde*, 1877. [Du même : *Rückblick auf meine Variations-Versuche von* 1855-1880, *Botanische Zeitung*, 1881, n° 26, et *Culturversuche über Variation*, *Botanische Zeitung*, 1881, nos 7-9.]

[Pour la fixation de races nouvelles, voir : H. de Vries, *Zwangsdrehungen*, 1891. *Die Gewinnung einer erblichen Rasse* (*Pringsheim's Jahrbücher*, XXIII, 1-2) et autres travaux du même.]

[(2) *Ernährung und Zuchtwahl*, *Biologisches Centralblatt*, 1900.]

génération, de nombreuses *variations* individuelles, souvent extrêmement faibles, que l'*hérédité* transmet, l'homme arrive à obtenir à la longue des différences considérables qui peuvent porter sur les organes les plus essentiels.

Espèces sauvages. Variation et hérédité. — Jusqu'à quel point ces conclusions sont-elles applicables aux espèces sauvages?

Les espèces sauvages, tout comme les espèces cultivées, *varient*. Chez les espèces sauvages, tout comme chez les espèces cultivées, certaines variations individuelles se transmettent *héréditairement* à un plus ou moins grand nombre de descendants. On en pourrait fournir une multitude de preuves. Ainsi, *variation* — ou déviation plus ou moins forte du type primitif — et *hérédité* — ou transmission plus ou moins complète des variations acquises — sont deux grandes lois que nous retrouvons identiques chez les animaux et chez les plantes, chez les espèces sauvages comme chez les espèces domestiques. Quoique nous ne connaissions que dans fort peu de cas les causes qui amènent telle ou telle variation déterminée, quoique les phénomènes compliqués de l'hérédité soient encore bien obscurs pour nous, il n'est pas possible de nier la réalité des deux lois que nous venons de rappeler. Notre ignorance des causes ne doit pas nous empêcher d'enregistrer les faits.

Nous pouvons bien, d'une façon générale, comprendre que dans un système complexe de forces en équilibre extrêmement instable, comme c'est le cas chez l'être vivant, un léger changement dans les conditions environnantes pourra quelquefois amener une rupture de l'équilibre et, par conséquent, donner naissance à

un état d'équilibre nouveau : c'est la variation. Un nombre considérable de faits démontre que la nature de la variation ne dépend qu'à un très faible degré des conditions extérieures et que, le plus souvent, elle se perpétue malgré un changement complet de ces conditions. Nous en avons une preuve frappante en voyant que telle variété, obtenue par un horticulteur dans son jardin, pourra être reproduite par graines dans tous les coins du globe. Les conditions sont évidemment bien modifiées, mais la variation persiste. — Pour reprendre notre comparaison, la nature de l'équilibre nouveau dépend bien plus des forces qui sont en jeu que de la cause perturbatrice; ou, comme dit fort justement Darwin, quand une étincelle enflamme une masse de combustible, la nature de la flamme dépend du combustible et non de l'étincelle (1).

Survivance des mieux adaptés. — Puisque les espèces, à l'état sauvage, varient et puisque leurs variations peuvent se transmettre héréditairement, un seul principe nous reste encore à prouver : c'est celui de la « sélection naturelle » comme Darwin l'a nommé ou de la « survivance des mieux adaptés » comme l'appelle Herbert Spencer.

Pour toute espèce, animale ou végétale, le nombre des individus qui parviennent à laisser une progéniture est extrêmement petit, comparé au nombre de ceux qui sont mis au monde. Cette loi est susceptible d'une démonstration mathématique.

En effet, la production d'une espèce se fait suivant une progression géométrique et l'on sait qu'en prenant un nombre suffisant de termes, une semblable progression donne une quantité supérieure à toute limite

(1) *Variation*, etc., 2e éd., vol. II, p. 282.

assignée. Ainsi, il est indubitable que toute espèce vivante, si rien n'arrêtait son extension, couvrirait tôt ou tard la surface entière du globe. Puisque cela n'est pas, nous en pouvons conclure avec certitude qu'un nombre effrayant d'organismes périssent à chaque instant. Et cela se conçoit. Dans le cours de leur développement, l'animal et la plante ont à lutter contre mille influences ennemies : c'est le *struggle for life*, le combat pour l'existence.

Nous avons rappelé plus haut que tous les individus d'une même espèce présentent toujours entre eux des différences plus ou moins accentuées : parmi ces variations, les unes sont profitables aux êtres qui en sont affectés, d'autres leur sont indifférentes, d'autres enfin nuisibles dans les conditions de milieu organique et inorganique où ils se trouvent. *Les chances de survie ne sont donc pas les mêmes pour tous les individus d'une même espèce*. Dans le combat pour l'existence, tous ceux qui par une particularité, quelque petite qu'elle soit, l'emportent sur leurs compagnons et résistent un peu mieux aux causes de destruction, quelles qu'elles puissent être ; tous ceux qui sont mieux appropriés par un détail de structure quelconque à leurs conditions de vie, tous les mieux adaptés auront le plus de chance de survivre et cela par le fait même de leur supériorité (sélection naturelle). Tous ceux qui sont faibles, chétifs, mal adaptés, moins parfaits, seront infailliblement éliminés les premiers : résultat nécessaire de leur infériorité même (élimination naturelle). Voilà le nœud de la question ; on pourrait presque dire la clef de l'univers.

Cette survivance des mieux adaptés résulte donc fatalement du combat pour l'existence, et celui-ci est une conséquence inéluctable de la multiplication des organismes en progression géométrique : où trouver

dans tout cela un atome laissé à l'hypothèse? Comme dit si bien DE QUATREFAGES : « Ce n'est pas là de la théorie, ce sont des faits (1) ». D'autre part, la conservation des plus aptes fixe, de génération en génération, en vertu de la loi de l'hérédité, les détails de structure qui ont assuré leur victoire aux survivants. A chaque génération, les mêmes phénomènes se reproduisent et le même triage peut se répéter : ces détails de structure se développeront donc et se perfectionneront de plus en plus, par l'accumulation constante des différences individuelles.

Maintenant, nous pouvons comprendre la finalité apparente des êtres vivants : comme celle des produits de la culture résulte du choix que l'homme exerce, de même celle des espèces sauvages est la suite inévitable de la survivance des mieux adaptés. Tous les organismes répondent parfaitement à leurs conditions d'existence, parce que tous ceux qui n'y répondraient pas ont péri ou périssent encore chaque jour.

L'embryologie, l'anatomie comparée, l'étude des organes rudimentaires, la paléontologie, la distribution géographique des êtres apportent encore de puissantes preuves à l'appui des vues que nous venons d'esquisser : mais ce n'est pas ici le lieu de les examiner, pas plus que nous ne pouvons étudier les modes secondaires de transformation des espèces indépendants de la sélection naturelle.

LA VARIABILITÉ EST-ELLE LIMITÉE? — On a fait de nombreuses objections à la théorie de la descendance, mais beaucoup d'entre elles reposent sur des préventions ou des hypothèses métaphysiques, plutôt que sur

(1) QUATREFAGES, *Espèce humaine*, p. 68. (Bibliothèque scientifique internationale.)

des faits. Il en est une dont nous toucherons quelques mots parce qu'elle compte parmi les plus importantes et qu'elle a trouvé de l'écho chez des botanistes éminents. Certes, dit-on, les espèces varient, mais entre des limites assez étroites, et jamais l'étendue des variations d'une espèce n'est suffisante pour qu'elle entre dans le domaine d'une espèce affine. — L'expérience a réfuté cette objection : ainsi H. HOFFMANN et avant lui CARRIÈRE, ont pu transformer le *Raphanus Raphanistrum* en *Raphanus sativus* (1), quoique ces deux espèces diffèrent énormément, quoique GRENIER et GODRON les rangent dans deux sections différentes du genre (section *Raphanis* et section *Raphanistrum*, Flore de France, I, pp. 71-72) et qu'elles aient même été classées dans deux genres séparés par TOURNEFORT, GÄRTNER, ENDLICHER et beaucoup d'autres (*Raphanus sativus* L. et *Raphanistrum segetum* Baumg.). De même, la variété du *Cucurbita maxima*, à ovaire supère, signalée par NAUDIN, a bien dépassé la distance qui sépare cette espèce de ses congénères (2).

(1) *Étude sur les Radis améliorés ou Raphanodes de Carrière*, etc., par E. ANDRÉ (1869, *Belgique horticole*, XIX, p. 151). — H. HOFFMANN, *Botanische Zeitung*, 1872, nº 26, et 1873, nº 9; et *Untersuchungen über Variation*, 1877, p. 32.

[Dans un très bon travail, G. KLEBS (*Ueber die Formen einiger Gattungen der Desmidiaceen Ostpreussens*, Königsberg, 1879) montre combien de transitions relient les espèces et même les genres des Desmidiacées.]

(2) *Comptes rendus*, LXIV, p. 931. — D'après les renseignements et le dessin que NAUDIN a eu l'extrême obligeance de nous communiquer, l'ovaire de cette Courge n'est pas *absolument* libre, comme le dit SACHS (*Traité de Botanique*, traduction française, p. 1085); il ne l'est qu'aux trois quarts ou aux quatre cinquièmes environ. A notre point de vue, cette légère rectification n'importe pas beaucoup : la variabilité n'en est pas moins réelle et cet ovaire est bien plus supère qu'infère. C'est là l'essentiel. — GASPARRINI (voir WALPERS, *Ann.*, II, 647) avait fait le genre *Pileocalyx* pour cette variété de *Cucurbita*. — Un cas bien instructif aussi est celui que PIRÉ (*Annales de la Société Malacologique de Belgique*, VI, 1871) et VAN DEN BROECK (*Bulletin de la Société Malacologique de Belgique*, 7 janvier 1872 et 3 mars 1872) ont signalé chez le *Planorbis complanatus*, et une expérience intéressante de VAN DEN BROECK y a mis clairement en lumière la sélection naturelle.

Nous ferons remarquer, en outre, que si la variabilité chez une espèce donnée avait une limite, nous devrions nous attendre à voir les variations devenir de moins en moins intenses et de moins en moins fréquentes à mesure que l'on approche de cette limite et tendre vers zéro, comme un mouvement qui se ralentit avant de s'arrêter. Or, rien de semblable n'a jamais été observé. Au contraire, les formes les plus éloignées du type primitif sont souvent les plus aptes à varier encore en tous sens, et les horticulteurs tirent, chaque jour, des variétés nouvelles de plantes déjà extrêmement déviées de la forme ancestrale (1). La conséquence de ces faits, sur laquelle on n'a peut-être pas assez insisté jusqu'ici, pourrait s'exprimer de la façon suivante : La somme des variations déjà acquises ne diminue en rien la possibilité de varier encore, ou, plus brièvement : *toute variété est encore variable.*

De là résulte, en quelque sorte comme corollaire, que « la somme des variations peut atteindre toute grandeur que l'on voudra, pourvu que l'on considère un temps suffisamment long ». Sachs (*Traité de Botanique*, traduction française, p. 1105) dit, avec raison, que cette proposition est le *seul* point de la théorie de la descendance « qui ne se laisse pas immédiatement démontrer comme fait ». Mais, à notre avis, elle se déduit directement des considérations que nous venons de faire valoir, et tant que l'on ne nous aura pas montré la variation d'une espèce atteignant une frontière infranchissable, rien n'autorisera, pensons-nous, à révoquer en doute cette déduction légitime des faits observés. — Nous ne voulons pas dire évidemment que la variabilité soit illimitée dans telle direction donnée, mais seulement qu'une variété n'est pas moins susceptible de varier dans différents sens que le type dont elle dérive : et c'est là tout ce qu'il faut pour expliquer la genèse des espèces par sélection naturelle.

[On a souvent émis l'idée que les espèces ont dû être aux temps

(1) Voir Darwin, *Origin of Species*, 6e éd., pp. 5 et 44.

géologiques anciens beaucoup plus plastiques qu'elles ne le sont aujourd'hui (1).

Divers auteurs ont aussi fait remarquer que le nombre des places disponibles dans l'économie de la nature est actuellement plus petit que jadis, de telle sorte que les espèces ont plus de peine à se former aujourd'hui (2).

A cela, on peut ajouter une autre remarque : Il est évident que si le milieu dans lequel vit un organisme quelconque vient à se modifier, cet organisme devra s'adapter graduellement à ces variations extérieures ou périr. On conçoit aussi que plus un être vivant est différencié et spécialisé pour la vie dans telles circonstances régnantes, plus il aura de peine à s'adapter à de nouvelles conditions d'existence. — Or, plus nous avançons dans l'histoire du monde, plus les différents groupes évoluent et se spécialisent. Par exemple, les ancêtres des Pachydermes et des Ruminants, au commencement de l'époque tertiaire, avaient encore des canines et des incisives et leurs molaires étaient peu différenciées. On pourrait donc concevoir qu'un semblable ancêtre eût pu donner naissance à des descendants tant herbivores que carnassiers. Mais aujourd'hui, quelles transformations profondes le Bœuf ne devrait-il pas subir pour s'adapter à la vie carnassière ! Il est bien vraisemblable qu'il s'éteindrait avant d'avoir subi les modifications suffisantes pour se soumettre à ce nouveau régime. Au contraire, avec un très petit changement, un organisme primitif, peu différencié, peut s'adapter à de nouvelles conditions de vie.

Des considérations de ce genre font penser que s'il est vrai que la genèse d'espèces nouvelles devient réellement moins active, il ne faut pas nécessairement pour cela attribuer aux organismes une « force plastique » amoindrie. On peut admettre que les changements d'organisation qu'entraînerait chez les êtres vivants, au stade actuel de leur évolution, une perturbation dans les conditions vitales, exigeraient peut-être une « force plastique » plus considérable que celle qu'ils possèdent ou qu'ils ont jamais possédée.]

En résumé : *Les espèces varient. Dans le combat pour l'existence, toute variation utile donne une chance de survie, toute variation nuisible une chance de mort. L'hérédité*

[(1) Cf. Naudin.]

[(2) Kerner-d'Omalius cité dans Gärtner, *Bastarderzeugung*, 1849, pp. 152-155.]

transmet et fixe les variations victorieuses qui s'accumulent d'étape en étape. De là, la production de variétés et d'espèces nouvelles, de plus en plus complexes et de plus en plus élevées en structure. Cette production est nécessairement lente, parce que les variations sont en général lentes et graduelles, et parce que des causes accidentelles de destruction viennent souvent enrayer les effets de la sélection naturelle. — De là, également, la finalité apparente des organismes. — De là, l'ordre et l'harmonie dans l'univers.

Depuis que l'on a compris cette sélection naturelle, sa portée et ses effets, les sciences biologiques ont pu rejeter à jamais le miracle de leur sein, comme l'avaient fait, avant elles, les sciences plus simples — astronomie, physique, chimie. — C'est depuis lors seulement que la vie n'a plus paru une anomalie dans la nature et que la phrase de HUXLEY a pu être énoncée dans sa généralité grandiose : « The world is governed by laws ». « Le monde est régi par des lois (1). »

§ 3

APPLICATION A LA STRUCTURE DES FLEURS

Si l'on tient compte des faits généraux que nous venons de rappeler, on va voir avec quelle netteté se pose le problème des structures florales. Nous avons dit en commençant que la plupart des détails innombrables qui font la splendeur et la variété des fleurs, ont pour effet d'amener le transport du pollen sur le stigmate par l'intermédiaire des Insectes. Dans certains cas, SPRENGEL avait déjà compris qu'une fleur est, de cette manière, fertilisée par le pollen d'une fleur diffé-

(1) Cité par HOUZEAU, *Étude de la Nature*, p. 278.

rente de la même espèce. Depuis, DARWIN et d'autres ont montré que c'est là une règle universelle : la structure des fleurs visitées régulièrement par les Insectes est toujours telle, qu'ils y opèrent le plus souvent la fécondation par du pollen étranger. Ce fait est capital. Si la théorie transformiste est vraie, si les détails de structure florale ont été graduellement acquis par la survivance des mieux adaptés, il faut donc, de toute nécessité, que la fécondation d'une fleur par le pollen d'une autre fleur soit bien plus avantageuse que la fécondation par son propre pollen. Telle est la déduction qui s'impose à nous et nous allons montrer qu'elle est sanctionnée par les faits.

TERMINOLOGIE. — Mais auparavant quelques termes demandent à être bien définis : car le plus grand désordre encombre la terminologie des structures florales dans leurs rapports avec la fécondation, et nous aurons malheureusement à le constater encore à diverses reprises. Comme, en français, la terminologie de cette partie de la science n'est guère formée, on nous permettra de proposer, au fur et à mesure que le sujet l'exigera, les expressions qui nous paraissent les plus claires et qui évitent des périphrases longues et gênantes.

Le dépôt de pollen sur le stigmate ne conduit pas toujours à la formation de graines fertiles, et, en tout cas, il s'écoule un certain temps, entre l'arrivée du pollen et le contact du tube pollinique avec le sac embryonnaire : il y a donc lieu de distinguer ces deux phénomènes. Nous emploierons les mots *polliner* et *pollination* pour désigner d'une façon générale le dépôt du pollen sur le stigmate (en allemand « bestäuben » et « Bestäubung »), tandis que *fécondation* (Befruchtung) désignera exclusivement le cas où la pollination est efficace. La raison qui nous fait rejeter les termes « pollinisation » et « polliniser » dont quelques auteurs se sont déjà servis, est précisément celle que W. E. HART a exposée dans le journal *Nature* (12 juin 1873, p. 121) : La terminaison *iser* indique, en français, « transformer en », par exemple, « pulvériser, carboniser » ; et « polliniser » devrait d'après cela signifier, non pas « couvrir de pollen », mais « convertir en pollen ». L'analogie avec « poudrer,

colorer », etc., qui veulent dire « couvrir de poudre ou de couleur », nous conduit à penser que les mots proposés ci-dessus sembleront plus clairs et plus régulièrement formés.

La pollination et la fécondation (chez les Phanérogames) présentent, à notre point de vue, deux cas principaux : ou bien il y a union entre les cellules sexuées d'une seule et même fleur hermaphrodite, ou bien cette union a lieu entre les éléments sexuels de fleurs différentes. Le premier cas de pollination peut être, d'une façon générale, désigné par *autogamie*, et lorsqu'il conduit à une fécondation, à une production de fruit, par *autocarpie ;* le second par *allogamie* et *allocarpie*. Ces cas se subdivisent de la manière suivante : l'autogamie peut être amenée soit par la structure même de la fleur — *autogamie directe*, *autocarpie directe ;* — soit par l'intervention d'agents extérieurs, tels que les Insectes ou l'expérimentateur — *autogamie indirecte*, *autocarpie indirecte*. — Quant à l'allogamie, elle ne peut être réalisée évidemment que par une intervention étrangère (vent, Insectes, etc.) – : lorsqu'elle a lieu entre fleurs différentes du même pied, nous la désignerons par *gitonogamie, gitonocarpie* (γείτων, voisin, parent) et par *xénogamie*, *xénocarpie* (ξένος, étranger) quand elle a lieu entre fleurs appartenant à des individus différents. Cette dernière est la véritable forme du croisement, et il est même possible que la gitonogamie doive être considérée plutôt comme un cas d'autogamie (1). On peut résumer dans le tableau synoptique suivant les divers cas de pollination :

- *Pollination ;* si elle est efficace : *fécondation.*
  - *Autogamie ;* si elle est efficace : *autocarpie.*
    - *Autogamie directe ;* si elle est efficace : *autocarpie directe.*
    - *Autogamie indirecte ;* si elle est efficace : *autocarpie indirecte.*
  - *Allogamie ;* si elle est efficace : *allocarpie.*
    - *Gitonogamie ;* si elle est efficace : *gitonocarpie.*
    - *Xénogamie ;* si elle est efficace : *xénocarpie.*

Pour faciliter l'intelligence des ouvrages des principaux auteurs qui ont traité ce sujet, nous allons rapidement indiquer les termes

(1) Voyez plus loin, § 4, *Gitonogamie*.

dont ils se servent : ce sera en quelque sorte la « synonymie » des expressions que nous employons.

Darwin appelle l'autogamie « self-fertilisation », et l'allogamie « cross-fertilisation ».

Hildebrand (*Botanische Zeitung*, 1886, p. 78; *Geschlechter-Vertheilung*, 1867, p. 2) et après lui H. Müller (*Die Befruchtung*, etc., 1873, p. 12), ont parfaitement distingué les principaux cas — sauf peut-être la gitonogamie. — Ils emploient les mots : « Sichselbstbestäubung » (autogamie directe), « Sichselbstbefruchtung » (autocarpie directe); « Selbstbestäubung » (autogamie indirecte), « Selbstbefruchtung » (autocarpie indirecte); « Fremdbestäubung » (allogamie).

Fed. Delpino (*Dicogamia ed omogamia nelle piante*, dans le *Nuovo giornale botanico italiano*, 30 avril 1876; et passim dans ses autres œuvres) a aussi établi une terminologie fort rationnelle. Il distingue l'« impollinazione » (pollination) et la « fecondazione » (fécondation). De plus, il subdivise celle-ci en « dicogamia » (xénocarpie), « omogamia monoica » et « omogamia omocefala » qui toutes deux rentrent dans notre gitonocarpie; et enfin « omogamia omoclinica » (autocarpie). Il nomme encore les trois premières formes de fécondation « eterocliniche » par opposition à la dernière. Malheureusement le terme « dichogamie » avait été appliqué par Sprengel, dès 1793, aux fleurs dont les anthères et les stigmates ne sont pas mûrs en même temps, et ce mot a été généralement adopté, ainsi que son antithèse « homogamie » : malgré les excellentes raisons que Delpino invoque en faveur du sens qu'il donne à ces mots, nous ne saurions donc l'imiter. Dans une nomenclature déjà embrouillée, rien ne nous semble plus dangereux que de modifier le sens des rares termes admis par tout le monde. Un mot nouveau est cent fois préférable à ces changements de signification.

S. Axell (*Om anordningarna för de fanerogama växternas befruktning*, 1869) a introduit le terme « pollination » que nous lui empruntons; il a, pour le reste, suivi Hildebrand et Delpino.

Ph. Van Tieghem emploie, dans sa traduction du livre de Sachs, les expressions « pollinisation », « fécondation » et « autofécondation » (mot assez mal formé qui répond à notre autocarpie), « pollinisation croisée » (allogamie) et « fécondation croisée »

(allocarpie) ; tandis que le R. P. Bellynck (*Cours élémentaire de botanique,* 1re édit., p. 228) prend « fécondation croisée » comme synonyme d'hybridation.

A. Kerner (*Die Schutzmittel der Blüthen*, etc., 1876, p. 192) n'a malheureusement pas distingué la fécondation de la pollination. Mais la pollination a été fort bien divisée par lui en « Autogamie » et « Allogamie », celle-ci se subdivisant en « Geitonogamie » et « Xenogamie ». Ce sont les noms que nous avons adoptés après lui, en y ajoutant autocarpie, allocarpie, xénocarpie et gitonocarpie. Il faut noter aussi que Delpino (*Sugli apparecchi della fecondazione nelle piante autocarpee,* 1867, p. 36) avait, longtemps avant Kerner, créé le terme « autogamie ».

O. Kuntze (*Botanische Zeitung,* juillet 1877) suit la nomenclature de Kerner, mais ne semble pas avoir bien saisi celle de Hildebrand et H. Müller : c'est ainsi qu'il ne tient aucun compte de la distinction entre « Bestäubung » et « Befruchtung » — pollination et fécondation — et qu'il applique « Fremdbestäubung » uniquement au cas où le pollen est transporté par le vent. Il oublie que ce mot a déjà une signification déterminée (allogamie), et que, de plus, certaines plantes fécondées par les Insectes ont le pollen pulvérulent (« Staub »).

On trouvera, à la fin de la première partie de ce travail, une liste alphabétique des principaux termes, plus ou moins spéciaux, dont nous nous servons, avec renvoi à la page où ils sont définis.

§ 4

Avantages du croisement

Chez la plupart des peuples et depuis les temps les plus reculés, les mariages incestueux ont été strictement prohibés. Tous les éleveurs sont d'accord pour reconnaître que des accouplements consanguins répétés sont nuisibles et que le croisement entre individus de troupeaux différents est, au contraire, hautement profitable. Pour les plantes, les horticulteurs ont déjà, depuis assez longtemps, soupçonné qu'il est avan-

tageux de féconder les ovules avec du pollen étranger. C. K. Sprengel (1), Andrew Knight (2), Kölreuter (3), Herbert (4), C. F. Gärtner (5), Lecocq (6) ont soutenu cette doctrine. Mais les expériences et les observations sur lesquelles ils se fondaient étaient trop peu nombreuses et n'avaient pas été faites avec les précautions nécessaires, pour qu'on pût regarder la généralité de la loi comme prouvée.

Or, tant que l'on n'avait pas démontré, par des expériences très nombreuses et extrêmement soignées, que dans la lutte pour l'existence, les individus nés de croisements finissent toujours par l'emporter sur ceux qui proviennent de l'autocarpie, toute la théorie de l'interprétation des structures florales n'était assise que sur des fondements mal assurés.

Cette lacune est aujourd'hui comblée. Si, dans un sujet d'une telle étendue, il reste toujours beaucoup à faire, il n'en est pas moins vrai qu'au point de vue de la botanique théorique, la publication du livre de Ch. Darwin, *The effects of Cross and Self-Fertilisation in the Vegetable Kingdom* (Londres, 1876) (7), doit être regardée comme l'événement le plus important des dernières années. L'illustre naturaliste y donne les résultats d'expériences poursuivies pendant onze ans et l'on reste pénétré d'étonnement à la lecture de ses patientes et consciencieuses recherches. On se demande ce qu'il faut le plus admirer, ou son prodi-

(1) *Das entdeckte Geheimniss der Natur*, etc., 1793, p. 43.

(2) *Philosophical Transactions*, 1799, p. 202.

(3) En 1761, selon Axell; en 1809, selon Darwin. Nous n'avons pas eu occasion de vérifier la chose.

(4) *Amaryllidaceae, with a Treatise on Cross-bred Vegetables*, 1837, p. 371.

(5) *Beiträge zur Kenntniss der Befruchtung*, 1844, p. 366.

(6) *De la fécondation*, 2e édition, 1862, p. 79.

(7) Ce volume vient d'être traduit en français par Heckel.

gieux talent d'expérimentateur ou son génie magistral d'interprétation.

Expériences de Darwin. — Darwin a surtout bien compris que les phénomènes vitaux sont si extraordinairement complexes — ce sont, si l'on veut, des fonctions à tant de variables — qu'on ne peut être certain de l'effet de telle ou telle circonstance qu'en simplifiant, autant que possible, les termes à comparer — c'est-à-dire en ne faisant varier à la fois qu'un très petit nombre de variables, pour reconnaître leur influence sur la fonction. Sa méthode d'expérimentation est trop ingénieuse et trop précise, et l'excellence de cette méthode donne une trop grande valeur aux résultats obtenus, pour que nous n'engagions pas vivement le lecteur à en voir l'exposé dans *The Effects of Cross and Self-Fertilisation* (pp. 10-14). Son trait essentiel consiste à mettre en présence, sous des conditions aussi identiques que possible, des graines produites les unes par xénocarpie, les autres par autocarpie, et à comparer dans toutes leurs phases les plantes qui en résultent.

Autogamie et xénogamie. — Darwin a expérimenté de cette façon sur cinquante-sept espèces, appartenant à cinquante-deux genres répartis entre trente familles naturelles. Ces espèces sont originaires de diverses parties du globe. Plus de mille individus issus de croisements et plus de mille issus d'autocarpie furent observés.

La différence la plus nette se présente si l'on compare les individus nés d'autocarpie, avec ceux qui ont été produits par le croisement de deux plantes de la même espèce, mais provenant de localités séparées

(*cross with a fresh stock*), ou appartenant à deux sous-variétés voisines. Les individus d'origine allocarpique sont invariablement supérieurs et fleurissent les premiers. Voici quelques chiffres calculés d'après les tableaux de Darwin (ch. VII) : Si l'on représente par 100 la *hauteur* moyenne des plantes issues du croisement tel que nous venons de l'indiquer, la hauteur moyenne des plantes issues d'autocarpie est de 74 (1); si l'on compare les *poids* moyens des deux sortes de plantes, le rapport est de 100 à 57 ; et le rapport moyen des *fertilités*, estimé par le poids total des graines obtenues, est de 100 à 27,3.

Mais si l'on compare les plantes issues de xénocarpie entre individus croissant ensemble ou cultivés dans le même jardin, avec celles qui sont produites par autocarpie, la différence est encore parfaitement évidente, quoique moins grande que dans le cas précédent : la moyenne des diverses moyennes donne, comme rapport des *hauteurs*, 100 à 87 et, comme rapport des *poids*, 100 à 69,4. La *vigueur* et la *fertilité* des deux sortes de descendants sont, en général, très différentes : les individus nés de croisement sont de beaucoup les plus productifs et l'écart peut aller jusqu'à atteindre le rapport de 100 à 3. Ils fleurissent d'ordinaire les premiers.

Bien plus, on connaît des plantes qui, même dans leur patrie et sous les conditions normales, sont absolument stériles lorsqu'elles reçoivent le pollen de la même fleur, quoique celui de tout autre individu les féconde et que leur pollen soit capable de féconder tout autre individu de la même espèce. L'autogamie

(1) Nous n'avons pas tenu compte de l'inégale valeur des diverses expériences de Darwin, selon le nombre de plantes observées dans chacune. Vu les précautions employées, cette inégalité est d'ailleurs très faible.

n'y produit jamais d'autocarpie (1). DARWIN nomme ces plantes *self-sterile* et DELPINO *adynamandres*. Nous adopterons ce dernier terme. Il y a des degrés divers d'adynamandrie. En général, comme nous l'avons vu jusqu'ici, le pollen de la même fleur est simplement moins efficace que le pollen étranger; chez les vraies plantes adynamandres, il est absolument inefficace (*Corydalis cava, Eschscholtzia*); chez d'autres, l'impuissance s'étend à tout le pollen du même individu (*Senecio cruentus*, *Abutilon Darwinii*, *Tabernaemontana echinata, Bignonia,* etc.); enfin on connaît des Orchidées où non seulement le pollen et le stigmate d'une même fleur sont réciproquement inefficaces, mais encore réciproquement délétères (*Oncidium, Notylia*). Tantôt l'adynamandrie existe régulièrement chez tous les individus d'une même espèce (c'est le cas pour les exemples que nous venons de citer), tantôt elle ne se présente que chez quelques-uns (*Reseda lutea* et *odorata, Passiflora,* etc.).

D'autres conclusions également importantes et qui intéressent notre sujet, ressortent encore du livre dont nous nous occupons. Les plantes xénocarpiques et autocarpiques sont souvent à peu près égales, tant qu'elles sont jeunes; il arrive même que les plantes issues d'autocarpie aient d'abord le dessus (par exemple chez les *Brassica oleracea* et *Ononis minutissima*) : mais quand elles sont parvenues à l'âge adulte, à l'époque de leur reproduction, après une compétition longue et ardente, le résultat final est, dans l'immense majorité des cas, bien clairement favorable aux individus nés d'allogamie. C'est là du reste, disons-le par parenthèse, un fait complètement conforme aux lois les plus

(1) Voir DARWIN, *The Effects of Cross and Self-Fertilisation*, pp. 329-347.

générales des êtres organisés : tous se ressemblent à leur état initial — une petite masse albuminoïde — et c'est avec l'âge que l'on voit apparaître chez eux une différenciation toujours croissante.

Les bons effets d'un croisement et les effets relativement nuisibles d'une fécondation consanguine se transmettent héréditairement. Que des plantes issues de xénocarpie et d'autres issues d'autocarpie soient traitées précisément de même, et ensuite fertilisées, non plus d'une façon différente, mais toutes de la même manière, les descendants des premières n'en seront pas moins encore les plus robustes. C'est ce que démontrent les expériences de Darwin sur la Pensée et sur le Pois de senteur, ainsi que certaines observations plus anciennes. Toutefois un point si intéressant mérite des études plus nombreuses.

Enfin, il est une dernière loi qui, vu son importance capitale, est bien digne de nous arrêter encore un instant. *La supériorité des individus nés de croisement et l'infériorité de ceux qui proviennent d'autogamie sont d'autant plus considérables et plus apparentes que ces individus sont soumis à des conditions plus défavorables et à une concurrence vitale plus ardente.*

La méthode d'expérimentation de Darwin a le grand avantage de faire naître une rivalité entre les plantes des deux sortes, comme il doit s'en produire une dans la nature, chaque fois que des graines d'origine autocarpique et d'origine croisée se trouvent par hasard germer côte à côte. Mais le livre *The Effects of Cross and Self-Fertilisation* contient également les résultats d'expériences où les plantes des deux catégories furent cultivées soit isolément, soit dans de très grands pots contenant de la terre fort riche, soit en plein air et assez distantes les unes des autres. De cette façon il

n'y avait guère de compétition et la différence entre les deux sortes de plantes se montra aussi, en général, très faible. En revanche, dans des conditions difficiles, telles qu'un hiver rigoureux, un terrain pauvre, un sol déjà occupé par d'autres plantes, la victoire des individus xénocarpiques est éclatante. Chez une de nos Papilionacées les plus communes, le *Sarothamnus scoparius*, DARWIN laissa seize individus, huit issus d'autocarpie et huit issus de xénocarpie, lutter ensemble à mort pendant quatre années (1867-1871). Dès 1868, deux plantes autocarpiques périrent; l'année suivante, dans l'un des pots, les trois plantes nées de croisement atteignirent une trentaine de centimètres et avaient rendu à leurs concurrentes l'existence si dure, que deux étaient mortes et que la troisième, haute de moins de 4 centimètres, était mourante. Restaient trois couples de plantes. Là encore, les xénocarpiques l'emportaient de 37 % en taille; et, au printemps de 1871, elles se portaient fort bien, tandis que leurs concurrentes avaient été à demi gelées : les xénocarpiques fleurirent bientôt, mais aucune des autres ne porta une seule fleur.

Les plantes nées d'autocarpie sont bien plus souvent frappées de mort prématurée que leurs antagonistes. Enfin une fécondation autogamique, longtemps poursuivie, amène une grande uniformité dans les descendants. L'allogamie, au contraire, est favorable à la variabilité qui est elle-même la condition première de la sélection naturelle et, par conséquent, de l'évolution ultérieure. A ce point de vue donc, le croisement est encore avantageux à l'espèce (1).

(1) Voir DARWIN, *The Effects of Cross*, etc., pp. 306-311, et *Variation of Animals*, etc., 2e éd., vol. II, pp. 252-255.

Ce côté de la question a même été mis en avant par KERNER d'une façon beaucoup trop exclusive. Il dit en effet (*Die Schutzmittel der Blüthen gegen unberufene Gäste,* 1876, p. 192) que, selon lui, « l'avantage de la floraison consiste en ce qu'elle rend possible la production d'individus différant des parents ». Or, 1° on sait que les plantes peuvent varier par voie asexuée. C'est un sujet que DARWIN a amplement traité sous le titre de *Bud variation.* 2° Il est aujourd'hui bien démontré que la fonction principale des fleurs est d'opérer une multiplication beaucoup plus rapide que la reproduction asexuée et de permettre un croisement qui augmente, comme nous l'avons vu, d'une façon si notable, la vigueur et la fertilité de l'espèce.

FORMULE DE LA LOI DU CROISEMENT. — De tous les faits que nous venons de résumer, il résulte, d'une manière indubitable, que dans la plupart des cas, sinon toujours, *l'allogamie est plus avantageuse que l'autogamie; et que, si des individus issus d'allocarpie et d'autres issus d'autocarpie croissent côte à côte sur le même terrain, les allocarpiques l'emportent dans le combat pour l'existence et tendent toujours à remplacer les autocarpiques.* Cela est certain.

Peut-on en conclure « qu'aucun hermaphrodite ne se fertilise lui-même perpétuellement? » en d'autres termes qu'une autocarpie continuelle est impossible? D'une façon rigoureuse, non. L'expérience a démontré, il est vrai, que des plantes nées d'autocarpie sont à la longue invariablement éliminées, *lorsqu'elles ont pour concurrentes des plantes de la même espèce issues d'allocarpie*; mais il n'est pas impossible que des plantes autocarpiques puissent se maintenir indéfiniment, tant qu'elles n'ont pas de compétiteurs allocarpiques de la même espèce (1), c'est-à-dire adaptés exactement aux

(1) De la même manière que les végétaux et les animaux de la Nouvelle-Zélande se sont maintenus, jusqu'à l'époque où ceux qu'on importe d'Europe sont venus leur disputer le terrain et les refouler. (DARWIN, *Origin of Species,* p. 163.)

mêmes conditions de vie. Nous disons, *il n'est pas impossible*, parce qu'il n'y a, jusqu'ici, de preuves décisives, ni pour ni contre cette opinion. Une discussion complète de la question nous est ici interdite : elle nous entraînerait trop loin et nous renvoyons à l'excellent exposé critique qu'en a fait HERMANN MÜLLER dans la première partie de son livre *Die Befruchtung der Blumen durch Insekten* (pp. 7 et 18-21).

Nous remarquerons seulement qu'il y a un fait général qui, au point de vue de la survivance des plus aptes, semble indiquer l'impossibilité d'une éternelle autogamie. Ce fait, le voici : malgré l'avantage immense que les fleurs *cléistogames* (1) offrent pour la plante, comme économie de matière organisée, on ne connaît pas d'espèce qui produise exclusivement des fleurs de cette sorte; toujours il existe, à côté des fleurs cléistogames où l'autocarpie est inévitable, des fleurs ouvertes — *chasmogames*, comme les a nommées AXELL (2) — où l'allogamie est nécessaire, probable ou au moins possible. C'est ce qui conduit à penser qu'une allogamie, intervenant au moins de temps en temps, est indispensable à la conservation de l'espèce, même chez les fleurs que les Insectes visitent rarement (3). La loi telle que DARWIN l'a souvent exprimée : « aucun être organisé ne se fertilise perpétuellement par autogamie (4) », n'atteint donc, en

(1) On appelle ainsi de petites fleurs, toujours complètement closes et pourtant très fertiles, qui s'observent chez certains végétaux. Le terme « cléistogames » (κλειστός fermé, γάμος mariage) a été d'abord proposé par KUHN (*Botanische Zeitung*, 1867, p. 65).

(2) AXELL, *Om anordningarna*, etc., p. 14. De χάσμα ouverture, gueule béante.

(3) Des considérations analogues sont présentées par DARWIN : *The Effects of Cross*, etc., pp. 386-388.

(4) « These facts... incline me to believe that it is a general law of nature that no organic being fertilises itself for a perpetuity of generations; but that a cross with another individual is occasionally — perhaps at long intervals of time — indispensable. » (*Origin of Species*, 6e éd., p. 76.)

somme, qu'un certain degré de probabilité. Aussi croyons-nous préférable, dans l'état actuel de nos connaissances, une forme moins absolue, déjà employée par DARWIN lui-même (1). Les termes dans lesquels nous avons tâché (p. 60) de résumer les expériences faites jusqu'ici, se rapprochent beaucoup de ceux de HERMANN MÜLLER : ils sont dénués de toute hypothèse et suffisent à l'interprétation des structures florales.

GITONOGAMIE. — Nous n'avons examiné, dans ce qui précède, que l'autogamie et la xénogamie : il nous reste à parler du croisement de fleurs différentes du même individu, c'est-à-dire de la gitonogamie. Est-elle plus avantageuse pour la plante que l'autogamie stricte? Les expériences entreprises jusqu'à présent ne permettent pas encore de donner une réponse définitive à cette question, d'autant plus qu'elles ont fourni des résultats parfois contradictoires. Cependant, on peut dire, selon nous, qu'*en général* la gitonogamie est un peu supérieure à l'autogamie, quoique notablement inférieure à la xénogamie (2). Nous verrons que DARWIN semble plutôt de l'avis contraire, du moins pour le premier point. Comme ce point réclame impérieusement des études nouvelles, nous allons résumer et discuter ici quelques indications éparses chez divers auteurs, afin d'établir l'état actuel de cette question et de préparer ainsi, dans la mesure de nos forces, le terrain pour les recherches ultérieures.

(1) *Variation of Animals*, etc., vol. II, pp. 94 et 126. Voir aussi *Effects of Cross*, etc., p. 8, et *Nature*, 25 septembre 1873, p. 431 : « ... that it is a very general, though apparently not quite universal law, that organisms occasionally intercross. »

[(2) TSCHERMAK a constaté qu'autogamie et gitonogamie donnent chez *Cheiranthus* de très petits fruits; l'allogamie donne des fruits beaucoup plus développés et des graines plus grosses. (*Ueber den Einfluss der Bestäubung auf die Ausbildung der Fruchthüllen*, dans *Berichte der deutschen botanischen Gesellschaft*, XX, 1, 1902.)]

Dans ce livre si intéressant, « *The Effects of Cross and Self-Fertilisation* », que nous avons déjà tant de fois cité, et dont on ne saurait assez estimer la valeur, DARWIN rapporte des expériences de gitonogamie effectuées par lui sur cinq espèces seulement : *Digitalis purpurea*, *Ipomoea purpurea, Mimulus luteus*, *Pelargonium zonale* et *Origanum vulgare*. Chez le *Digitalis purpurea,* les plantes issues de gitonocarpie eurent certainement un léger avantage sur celles qui provenaient d'autocarpie : on trouva, pour les hauteurs, le rapport de 100 à 92, et, pour les poids, celui de 100 à 78. Chez deux espèces, *Pelargonium* et *Origanum*, il n'y eut pas de différence entre les individus gitonocarpiques et autocarpiques. Enfin — résultat remarquable et étrange — chez le *Mimulus luteus,* il y eut un minime excès en poids du côté des autocarpiques (100 à 103), quoique, en hauteur, l'avantage fût plutôt pour les gitonocarpiques (100 à 95) (1); et, chez l'*Ipomoea purpurea,* les autocarpiques tinrent positivement la corde : car les gitonocarpiques furent moins hauts dans le rapport de 100 à 105, et moins lourds dans le rapport de 100 à 124; ils fleurirent aussi les derniers, huit fois sur dix (2). Chez cette espèce, les plantes xénocarpiques sont, au contraire, très supérieures aux autocarpiques. Ainsi, sur les cinq cas où l'autogamie et la gitonogamie furent comparées, *un* est clairement favorable à la gitonogamie, deux ou plutôt *trois* montrent la gitonogamie et l'autogamie

(1) C'est probablement par suite d'un lapsus que DARWIN (*Op. cit.*, p. 301) indique comme rapport des hauteurs 100 à 105, car (p. 78) il dit, en donnant les mesures à l'appui, que le rapport était de 100 à 95 : en refaisant le calcul nous avons aussi trouvé ce résultat.

(2) Cependant les capsules issues du croisement gitonogamique contenaient un peu plus de graines que les autocarpiques (de même chez l'*Origanum*). D'autre part, dans une expérience supplémentaire, les individus gitonocarpiques furent encore inférieurs en hauteur aux autocarpiques, dans le rapport de 100 à 108.

également avantageuses et *un* est nettement favorable à l'autogamie. Il n'y a donc guère de conclusion à tirer du résultat, sinon qu'en tout cas la gitonogamie est moins avantageuse pour la plante que la véritable xénogamie. Aussi avons-nous déjà plus haut (p. 51) exprimé nos doutes sur le point de savoir si la gitonogamie peut, à proprement parler, être regardée comme une forme de croisement. Nous partageons en cela l'hésitation de DARWIN (1), car il nomme l'autogamie et la gitonogamie « deux formes d'autogamie » (*two forms of self-fertilisation*), tandis qu'à d'autres places il appelle la gitonogamie un « quasi-croisement » (*quasi-crossed plants*, p. 95) ou même un « croisement » (*crossed plants*, p. 42).

Qu'on prenne ou non la gitonogamie pour un véritable croisement, nous pensons, comme nous le disions tantôt, que ce mode de fécondation est plus profitable que l'autogamie stricte.

C'est une opinion que DELPINO a déjà émise (2), sans toutefois citer de preuves à l'appui. Il donne, par exemple, le tableau suivant, qui n'a que le défaut d'être un peu absolu dans un sujet où il reste encore tant à faire :

« *Noces homoclines* (c'est-à-dire autogamie) — *Fécondité minimum.*

» *Noces homocéphales* (c'est-à-dire gitonogamie entre fleurs d'une même inflorescence) — *Fécondité faible.*

» *Noces monoïques* (c'est-à-dire gitonogamie entre fleurs d'inflorescences séparées de la même plante) — *Fécondité meilleure.*

» *Noces dichogamiques* (c'est-à-dire xénogamie) — *Fécondité maximum.* »

(1) *Op. cit.*, pp. 132 et 329.

(2) *Dicogamia ed omogamia nelle piante*, dans le *Nuovo giornale botanico italiano*, 30 avril 1876, p. 148.

A la même page, le savant botaniste italien ajoute (1) :

« *La gitonogamie est jusqu'à un certain point intermédiaire entre la vraie et complète autogamie et la vraie et complète allogamie.* »

Examinons maintenant de plus près la manière de voir de Darwin. A diverses places dans son livre, et en partie d'après les expériences que nous avons esquissées plus haut, Darwin indique comme probable une opinion différente de la nôtre, qui n'est peut-être pas suffisamment démontrée et ne paraît admissible que dans quelques cas exceptionnels.

Voici comment il s'exprime, après avoir rapporté la victoire des plantes autocarpiques sur les gitonocarpiques, chez l'*Ipomoea* (voyez plus haut page 63) : « C'est là un fait remarquable qui semble indiquer que l'autogamie est de certaine manière *(in some manner)* plus avantageuse que le croisement, à moins que celui-ci n'apporte avec lui, comme c'est ordinairement le cas, quelque avantage notable et prépondérant (2). » Et plus loin, à propos d'autres faits analogues : « Il est difficile de ne pas soupçonner que l'autogamie soit à certains égards avantageuse : quoique, *s'il en est réellement ainsi*, un semblable avantage soit en général tout à fait insignifiant, en comparaison de celui qui résulte d'un croisement avec une plante différente, surtout si elle vient d'une autre localité *(fresh stock)* (3). » Darwin ne veut pas seulement dire par là qu'une fécondation autogamique vaut mieux pour la plante qu'une absence de fécondation : c'est là une chose évidente (4) ; mais il soutient que la pollination la plus strictement consanguine (autogamie) est supérieure à une union entre éléments sexuels de parenté un peu plus éloignée. Tel est le point qui mérite une sérieuse discussion.

Une conclusion essentielle ressort, d'une manière positive, de toutes les belles expériences de Darwin sur le croisement, de ses expériences sur les plantes hétérostyles et de l'examen critique

(1) Pour la facilité du lecteur, nous traduisons en employant la terminologie adoptée dans notre travail.

(2) *The Effects of Cross*, etc., p. 61.

(3) Darwin, *Op. cit.*, pp. 352, 386.

(4) Du reste Darwin (*Op. cit.*, p. VII) le dit clairement : « Self-fertilisation apparently in some respects beneficial, independently of the assured production of seeds. »

auquel il a soumis les recherches des autres naturalistes sur ce sujet. La voici : les avantages du croisement ne résultent pas « de quelque vertu mystérieuse résidant dans l'union d'individus différents, mais seulement de ce que ces individus ont été soumis, au moins pendant des générations antérieures, à des conditions différentes, ou de ce qu'ils ont varié d'une manière généralement appelée spontanée; de telle sorte que leurs éléments sexuels ont été, jusqu'à un certain degré, différenciés. Et, de même, les désavantages de l'autogamie proviennent du manque de différenciation dans les éléments sexuels (1). » Ce point est parfaitement établi : ainsi, le croisement entre deux plantes soumises pendant plusieurs générations à des conditions absolument identiques, n'apporte plus guère de profit avec lui. Et, d'autre part (voyez plus haut, pp. 55-56), l'allogamie avec un individu d'une localité différente est toujours bien supérieure à l'allogamie entre habitants du même endroit. Enfin, des considérations de chimie conduisent précisément à la même conclusion.

On voit, dès lors, pourquoi la xénogamie est beaucoup plus avantageuse que la gitonogamie : deux fleurs de la même plante ont toujours été exposées au même milieu, elles ont été nourries par les mêmes racines et les mêmes feuilles, lesquelles ont tiré pour elles, du sol et de l'atmosphère, les mêmes éléments nutritifs et dans des proportions qui en général doivent différer fort peu. Nous ne pouvons donc pas nous attendre à une grande différenciation entre leurs cellules sexuées. Cependant on sait, d'un autre côté, que chaque bourgeon se conduit, dans beaucoup de cas, comme un individu distinct, et peut varier indépendamment du reste du végétal (2) : deux fleurs ou deux bourgeons de la même plante peuvent aller jusqu'à être quelquefois plus dissemblables entre eux, quant à l'aspect extérieur, que ceux de deux plantes séparées. Nous pouvons conclure par analogie que deux fleurs du même pied diffèrent souvent un peu dans leurs éléments sexuels, et parfois beaucoup. Dans ces circonstances, un croisement entre elles sera profitable et *pourra* même l'être plus qu'une xénogamie ordinaire. Mais, dans l'immense majorité des cas, la différenciation sera bien plus grande entre deux individus distincts qu'entre deux fleurs du même individu.

(1) Darwin, *Op. cit.*, p. 443.

(2) Voir Darwin, *Variation of Animals and Plants*, etc., vol. I, ch. XI; et Carrière, *Production et fixation des variétés*, 1865.

A la gitonogamie se rattache le croisement entre fleurs de deux plantes très proches parentes — issues, par exemple, de graines de la même capsule (plantes-sœurs) — ou soumises longtemps à des conditions identiques. On conçoit, en effet, si l'on tient compte de la force de l'hérédité chez les végétaux, que l'on puisse faire valoir dans ces cas des considérations tout à fait analogues à celles que nous venons de rappeler à propos de la gitonogamie. Nous n'insistons donc pas.

Quant aux cellules sexuées d'une même fleur, l'identité des conditions qu'elles ont subies est encore bien plus grande que pour des fleurs différentes d'un même pied. Et, en règle générale, elles présenteront la différenciation sexuelle minimum ; c'est-à-dire qu'il y a entre elles une différence strictement suffisante pour donner lieu à la combinaison de leurs contenus, avec formation d'un corps nouveau susceptible de développement ultérieur : car c'est là, en somme, tout l'acte chimique de la fécondation. (Chez les fleurs adynamandres (1), la différence sexuelle est même insuffisante pour amener un tel résultat.) De là vient que nous pensons, qu'EN GÉNÉRAL, *la gitonogamie est supérieure — ou au moins égale — en efficacité, à l'autogamie.* Nous disons « en général » parce qu'ici encore, il faut tenir compte des variations exceptionnelles. Il peut arriver que, dans quelques rares cas, les éléments sexuels d'une même fleur soient mutuellement différenciés beaucoup plus que de coutume, comme le prouvent d'ailleurs clairement ces plantes adynamandres qui deviennent susceptibles d'autocarpie par suite de modifications, souvent faibles, dans leurs conditions d'existence (2), et ces variétés très fécondes par autogamie, que DARWIN a décrites. On concevrait qu'alors — mais alors seulement, nous semble-t-il, — l'autogamie fût plus avantageuse que la gitonogamie. Et encore est-il à croire, d'après des faits analogues, que si chez une fleur un semblable accroissement dans la différenciation sexuelle se produisait, il se trouverait chez les autres fleurs du même pied, de sorte qu'ici même la gitonogamie ne serait, la plupart du temps, pas inférieure à l'autogamie.

Après ces considérations plutôt théoriques, il importe d'examiner, un à un, les arguments particuliers invoqués par DARWIN (3)

(1) Voyez plus haut, pp. 56-57.
(2) Voir à ce sujet DARWIN, *Variation*, etc., vol. II, pp. 117-120.
(3) DARWIN, *The Effects of Cross*, etc., pp. 350-352 et 385-386.

pour prouver que souvent l'autogamie stricte serait *supérieure* à un croisement entre fleurs de la même plante, ou de plantes étroitement apparentées ou soumises longtemps à un traitement identique.

1° Dans cinq expériences, Darwin a rencontré parmi ses plantes des individus isolés, doués d'une fécondité remarquable lorsqu'on les pollinait autogamiquement. C'est là un fait très intéressant à plusieurs égards, mais qui, en lui-même, ne nous concerne pas directement ici. Seulement, si ces variétés avaient donné des descendants plus vigoureux par autogamie que par croisement entre plantes-sœurs, ce serait une objection à notre manière de voir. Examinons donc ce point.

Chez le *Mimulus luteus*, une variété « *white variety* » se produisit. qui était très fertile par pollination autogamique. Dans une première expérience, les individus nés du croisement de deux plantes-sœurs de cette variété furent battus par ceux qui provenaient de son autocarpie (rapport des hauteurs : 100 à 110) : ce qui contredit notre opinion. Mais, deux générations après, la même expérience fut répétée, avec un résultat inverse : les plantes issues du croisement l'emportèrent en hauteur (100 à 92) et surtout en fertilité (100 à 73). Ce cas n'est donc probant, ni pour ni contre.

Quelques pieds de *Nicotiana Tabacum* semblent aussi rentrer dans la catégorie qui nous occupe. Ils fournirent certains résultats contradictoires, en partie conformes, en partie opposés à notre opinion. Mais, de l'avis de Darwin lui-même (1), la question se complique probablement ici de ce que Gärtner nomme « des différences dans les affinités sexuelles »; de sorte que cet exemple n'offre encore rien de concluant.

Chez les *Reseda odorata* et *lutea*, quelques individus très fertiles par autogamie, apparurent aussi : cependant, ceux de leurs descendants qui étaient nés d'autocarpie n'eurent pas le dessus vis-à-vis des autres.

Enfin, dans les semis de graines obtenues par autocarpie chez l'*Ipomoea purpurea*, un individu « *Hero* » se montra extraordinairement robuste et ses descendants héritèrent de cette vigueur. La fécondation d'une fleur par son propre pollen y produisit d'excellentes plantes. Mais l'autogamie est-elle, chez ces plantes,

(1) Darwin, *Op. cit.*, p. 209.

supérieure au croisement de plantes-sœurs ? Les expériences de DARWIN accusent des différences si faibles, qu'il faut ici considérer les deux modes de fécondation comme égaux, de l'avis même de ce grand observateur (1).

2° Dans nos pays, le *Pisum sativum* n'est guère visité par les Insectes, de sorte qu'il se féconde régulièrement par autogamie ; en outre, les conditions d'existence auxquelles une espèce est soumise dans la grande culture, sont beaucoup plus uniformes que celles qu'elle rencontre à l'état sauvage. Aussi les éléments sexuels de divers pieds, appartenant à la même variété du Pois cultivé, ne peuvent-ils pas être fort différenciés et leur union ne peut-elle pas être de beaucoup supérieure à l'autogamie. DARWIN a même trouvé, en mettant quatre individus de chaque catégorie en compétition, que les autogamiques avaient le dessus (rapport des hauteurs 100 à 115). Mais si l'on songe que quatre couples est un nombre trop faible pour obtenir une bonne moyenne, comme le reconnaît également DARWIN, et que, de plus, sur ces quatre couples, la victoire revint deux fois aux plantes autocarpiques et deux fois aux plantes croisées, on admettra que cette expérience n'est pas fort concluante.

3° « Les pieds d'*Ipomoea* et de *Mimulus* », dit DARWIN (2), « obtenus de fleurs fertilisées par leur propre pollen — ce qui est la forme la plus stricte d'autogamie — furent supérieurs, en hauteur, en poids et en précocité de floraison, aux individus produits par le croisement de deux fleurs de la même plante ». Nous avons montré plus haut (p. 63, note 1) que DARWIN a sans doute commis un lapsus au sujet des hauteurs du *Mimulus* : cet exemple n'est donc guère probant, d'autant plus qu'une expérience antérieure (faite, il est vrai, dans des conditions défavorables) avait montré une forte supériorité pour la gitonogamie, chez cette espèce. Reste l'*Ipomoea*. Les expériences ont été précédemment résumées et ici l'autogamie semble réellement avoir le dessus sur la gitonogamie. Nous devons donc provisoirement considérer ce cas comme une exception à la règle qui nous paraît vraie en général : aussitôt que nous pourrons en trouver le temps, nous nous proposons d'ailleurs de répéter cette expérience. — On se souvient aussi (voyez pp. 63-64) que, dans les

(1) DARWIN, *Op. cit.*, pp. 49, 51.
(2) DARWIN, *Op. cit.*, p. 351.

trois autres expériences de DARWIN sur la gitonogamie, celle-ci se montra égale ou supérieure à l'autogamie.

4° On sait que la plupart des espèces de *Primula* sont *hétérostyles*, c'est-à-dire qu'elles se présentent sous deux formes : l'une, à style long et à étamines courtes, l'autre, à style court et à étamines longues. Elles n'atteignent une fertilité complète que si l'on féconde l'une de ces formes par le pollen de l'autre (1). Mais, exceptionnellement, on rencontre des exemplaires où les étamines et le stigmate sont au même niveau et qu'on pourrait nommer *isostyles* (*equal-styled* DARWIN) : chez eux, l'autogamie donne non seulement autant de graines que le croisement normal des deux formes, mais encore, parfois, un plus grand nombre (*Primula officinalis* et *P. sinensis*). DARWIN invoque ce fait en faveur de son opinion sur les avantages de l'autogamie. Mais deux objections peuvent être opposées à son argument. D'abord, comme il le dit lui-même, il n'est pas impossible que l'accroissement de fertilité provienne de ce que la fécondation s'effectue au moment le plus favorable, vu la contiguïté des anthères et du stigmate; ensuite, pour pouvoir prouver que réellement l'autogamie est ici supérieure au croisement, il faut que les deux modes de pollination aient lieu sur la variété isostyle, et non pas que l'on compare le croisement de deux plantes hétérostyles à l'autogamie de la plante isostyle. Si la comparaison était faite d'après la première méthode — la seule bonne — le croisement se montrerait probablement supérieur à l'autogamie, comme on peut l'inférer d'une expérience de DARWIN (2).

5° Pour la plupart des espèces de nos pays, ce sont les Insectes qui sont les agents inconscients de l'allogamie. Or, certaines espèces ont des fleurs si petites et si peu apparentes que les Insectes ne les visitent qu'exceptionnellement. C'est donc, d'une manière presque exclusive, par autogamie qu'elles se propagent. Tel est le cas de toutes les plantes du « *tipo micranto* » de DELPINO. DARWIN est d'avis que ce fait pourrait provenir de ce que l'autogamie est « de certaine manière » avantageuse.

(1) Ce point sera traité plus complètement dans la deuxième partie de ce travail. [La deuxième partie n'a jamais paru en entier. Il n'en a été publié que : *Sur les caractères hétérostyliques des Primevères;* voyez ce travail plus loin.]

(2) *The Effects of Cross and Self-Fertilisation*, pp. 222-225.

Cependant, il ne faut pas oublier que plusieurs de ces plantes fleurissent à une époque où les Insectes manquent encore presque complètement (*Draba verna*, etc.), et que la plupart des autres occupent des habitats où ils pourront bien rarement venir les chercher — par exemple, au milieu des moissons ou dans des endroits très ombragés, comme on le voit surtout avec netteté pour les variétés les moins apparentes des espèces existant sous deux formes, l'une qui est très voyante, l'autre qui l'est fort peu (1). — On arrive donc à la conclusion que ces plantes ont perdu leur corolle grande et brillante, leur parfum, etc., comme des luxes inutiles, à cause de la saison ou de la localité où elles fleurissent. Dès lors, elles n'ont pu se perpétuer qu'en acquérant, en même temps, par sélection naturelle, un haut degré de fécondité autocarpique.

Il est évidemment avantageux pour une espèce, dans sa lutte pour l'existence, de s'adapter à une place encore inoccupée dans la nature; et si cette place n'est pas grande, la plante n'y arrivera que par une forte diminution dans sa taille. Par suite de croissance corrélative, comme le remarque avec raison Darwin (2), les fleurs deviendront aussi plus petites; mais, ce dont il ne semble peut-être pas avoir assez tenu compte, c'est que si la plante habite une localité que les Insectes ne visitent guère, il n'y a aucun motif pour que la sélection naturelle tende à augmenter de nouveau la grandeur de sa corolle.

En résumé, quand on considère les divers arguments que nous venons de discuter, on ne voit nulle part (sauf peut-être dans l'expérience de gitonogamie de l'*Ipomoea*) de preuve décisive que l'autogamie ait l'avantage sur une union allogamique, ne fût-elle qu'un peu moins consanguine. Bien que le sujet soit jusqu'ici peu étudié, il y a encore quelques preuves expérimentales et directes en faveur de notre manière de voir. Les voici :

Le nombre et la qualité des graines produites par la plante-mère, à la suite de telle ou telle pollination, ne mesurent certes pas exactement la vigueur des descendants qui en résulteront. Mais on ne peut nier que ce soit une première indication, fort précieuse, qui

(1) Les *Lysimachia vulgaris, Euphrasia officinalis, Rhinanthus Cristagalli* sont dans ce cas. Hermann Müller est, croyons-nous, le premier qui ait insisté sur ce phénomène. Voir, à ce sujet, son livre : *Die Befruchtung der Blumen*, etc., et un article qu'il a publié dans *Nature*, 1873, p. 433.

(2) *Op. cit.*, p. 385.

permet de se faire une idée de l'efficacité d'une fécondation donnée. Or F. Hildebrand a trouvé le *Corydalis cava* (1) absolument stérile par autogamie et faiblement fertile par gitonogamie (quoique, naturellement, bien plus fertile encore par xénogamie) ; il en est à peu près de même de l'*Eschscholtzia californica* (2), le nombre des graines étant ici, pour les trois modes de fécondation, dans le rapport de 6 à 9 et à 24. Selon Fritz Müller, le pollen des plus proches parents est, chez les *Abutilon* (3), un peu plus efficace que celui de la fleur même : et c'est là un croisement très analogue à la gitonogamie ; un *Bignonia* lui a fourni le même résultat ; et chez l'*Oncidium crispum* (4), les capsules nées de gitonogamie sont plus belles que les autogamiques. S. Axell a comparé chez l'*Astragalus alpinus* (5), la gitonogamie à l'autogamie : la première lui a fourni en moyenne deux fois plus de graines par fleur (6,5) que la seconde (3,4) ! Enfin Darwin rapporte (6) que l'*Euryale amazonica* ne donne que 8 à 15 graines par autogamie et 15 à 30 par gitonogamie. Ainsi, quoique dans bien des cas, chez les plantes plus ou moins adynamandres, la gitonogamie soit exactement aussi inefficace que l'autogamie *(Abutilon Darwinii, Senecio cruentus, Tabernaemontana echinata,* certains individus de *Reseda odorata)* — ce qui ne contredit pas notre opinion —, dans d'autres, elle est clairement supérieure à l'autogamie — ce qui la confirme, au contraire.

Ajoutons encore que, si certaines particularités florales ont nécessairement pour effet d'amener le croisement de deux individus différents (7), il en est d'autres qui ne nous paraissent s'expliquer qu'en regardant le croisement de fleurs du même pied comme déjà plus profitable que la stricte autogamie.

C'est probablement le cas pour les *Helianthus* et pour beaucoup d'autres Composées dont les capitules présentent à la fois des fleurs au stade masculin et des fleurs déjà parvenues au stade féminin (8),

(1) *Jahrbücher für wissenschaftliche Botanik,* V, p. 359.

(2) *Botanische Zeitung,* 1869, p. 709. Fr. Müller a obtenu un résultat analogue.

(3) Voir H. Müller, *Die Befruchtung der Blumen,* etc., p. 173.

(4) Cité par Darwin, *Variation of Animals,* etc., vol. II, p. 115.

(5) *Om anordningarna,* etc., p. 111.

(6) *The Effects of Cross,* etc., pp. 357 et suivantes.

(7) Darwin, *Op. cit.*, pp. 388 et suivantes.

(8) Delpino, *Atti della Società Italiana delle Scienze naturali,* XII, p. 71, et XVI, pp. 305-306.

ainsi que pour la plupart des inflorescences adaptées à la fécondation par des animaux de petite taille qui rampent à leur surface. DELPINO nomme ces inflorescences « *apparecchi reptatorii* » (1), parmi lesquels il range le *Rhodea japonica*, deux *Anthurium*, deux *Dorstenia*, le *Chrysosplenium alternifolium*, etc. D'après les recherches de HERMANN MÜLLER (2), l'*Eupatorium cannabinum* et, surtout, le *Valeriana officinalis*, le *Cornus sanguinea*, le *Jasione montana*, etc., sont aussi plus ou moins adaptés à la gitonogamie. Celle-ci est la règle chez la plupart des Composées, lorsque les Insectes ne les visitent pas (3). Il en est de même pour le *Polygonum amphibium*, le *Pachysandra* et le *Richardia aethiopica* selon A. KERNER (4); pour le Seigle, selon SACHS (5), et pour le Thym, selon OGLE (6); enfin nous pensons que presque toutes les espèces monoïques rentrent, jusqu'à un certain point, dans cette catégorie. — Si, comme le pense O. KUNTZE (7), beaucoup d'inflorescences spiciformes sont fécondées par l'intermédiaire de la rosée qui s'écoule à leur surface, ce seraient là autant d'exemples de gitonogamie.

On voit donc qu'en pesant soigneusement les faits — peu nombreux, il est vrai, — qui sont aujourd'hui connus au sujet de la gitonogamie, on est porté à conclure, qu'en règle générale, elle est égale et souvent même supérieure en efficacité à l'autogamie pure (8). Toutefois, nous l'avons dit en commençant, il est certain que des études nouvelles sont nécessaires et notre but est bien plus d'appeler l'attention sur le problème que

(1) DELPINO, *Op. cit.*, XVII, p. 356.

(2) *Die Befruchtung*, etc., pp. 96, 404, 415, 375-376.

(3) F. HILDEBRAND, *Ueber die Geschlechtsverhältnisse bei den Compositen*, 1869, p. 77.

(4) *Die Schutzmittel des Pollens*, pp. 52-54, et *Die Schutzmittel der Blüthen gegen unberufene Gäste*, p. 208.

(5) *Traité de Botanique*, traduction française, p. 1062.

(6) *Popular Science Review*, janvier 1870, p. 53.

(7) Voyez plus loin, p. 80, note 1.

[(8) GILTAY, dans MAC LEOD, *Bevruchting der Bloemen*, p. 206, Gand, 1894, montre les avantages de la gitonogamie chez *Brassica*.]

de prétendre le résoudre (1). Si des recherches ultérieures confirment l'opinion que nous soutenons, il en découlera quelques conséquences qui ne seront pas sans une certaine valeur. La loi de DARWIN, disant que l'efficacité d'une fécondation est, toutes choses égales d'ailleurs, proportionnelle à la différenciation des éléments sexués — jusqu'à un certain maximum à partir duquel une différenciation plus forte conduit au contraire à une efficacité de moins en moins grande (hybrides) — cette loi serait ainsi établie d'une façon beaucoup plus générale. Car, si, en réalité, l'autogamie était ordinairement supérieure à la gitonogamie, on aurait là, semble-t-il, une grave exception à la loi.

On pourrait regarder la loi sur l'efficacité de la fécondation, comme un cas particulier d'une loi plus générale : *Tout phénomène vital qui est fonction d'une variable commence à se produire à partir d'un certain état de la variable* (MINIMUM), *se réalise de mieux en mieux à mesure que la variable croît jusqu'à un état déterminé* (OPTIMUM), *après quoi un accroissement de la variable fait se réaliser de moins en moins bien le phénomène; celui-ci s'arrête enfin quand la variable a atteint une certaine valeur* (MAXIMUM). L'influence de la lumière et de la chaleur sur la végétation (2), ou celle de l'origine des protoplasmes sexuels sur le résultat de la fécondation, obéissent à cette loi aussi bien que l'action des excitants sur les muscles et les nerfs des animaux, ou l'effet d'un changement de climat sur leur santé.

La gitonogamie constitue du reste un mode de fécon-

(1) Les effets de la gitonogamie devraient, croyons-nous, être étudiés d'après la méthode de compétition imaginée par DARWIN ; surtout chez les plantes qui semblent particulièrement s'être adaptées à ce mode de fertilisation. Des expériences comparées sur les plantes pauciflores et multiflores donneraient probablement d'intéressants résultats.

(2) Cf. SACHS, *Traité de Botanique*, traduction française, pp. 855, 878.

dation qui est loin d'être rare dans la nature. Elle doit avoir souvent lieu chez les espèces monoïques et chez beaucoup de plantes dont les fleurs sont réunies par groupes nombreux : grappes, épis, corymbes, capitules, etc.

Lorsqu'un individu d'une espèce fortement dichogame ou chez qui la disposition relative des organes sexuels empêche l'autogamie directe, se trouve isolé dans une localité, ce n'est que par gitonogamie qu'il peut se perpétuer.

Enfin, s'il est démontré que la gitonogamie est en quelque sorte intermédiaire entre l'autogamie et la xénogamie, comme le soutenait déjà DELPINO, un point, aujourd'hui laissé dans l'ombre, devrait être étudié dans les structures florales. En effet, les botanistes qui ont élucidé avec le plus de pénétration les adaptations des fleurs (et, parmi eux, surtout H. MÜLLER) ont parfaitement compris qu'à défaut de la xénogamie, l'autogamie, bien qu'elle lui soit inférieure, vaut en général mieux que rien. Ils ont décrit de nombreuses particularités qui amènent, chez plusieurs plantes, l'autogamie comme succédané de la xénogamie. Mais ils n'ont que rarement tenu compte du troisième cas, la gitonogamie : il y aurait donc à rechercher, chez toutes les espèces, si certaines dispositions florales n'amènent pas le croisement des fleurs du même pied, à défaut du croisement d'individus distincts; l'autogamie n'intervenant qu'en dernier lieu et à défaut de ces deux modes d'allogamie.

Quoi qu'il en soit de la gitonogamie, deux conclusions d'une importance immense pour la biologie végétale sont définitivement acquises, à la suite des admirables expériences de DARWIN : d'abord, que la xénogamie est supérieure à l'autogamie au point de

vue de la taille, du poids, de la vigueur et de la fertilité des descendants; ensuite, que cette supériorité résulte de la différenciation plus grande des protoplasmes sexuels.

§ 5

Structures allogamiques

Il est donc certain que toute variation qui facilite l'allogamie constitue un précieux avantage : elle donne aux descendants de ceux qui la présentent de grandes chances de survie dans la bataille pour l'existence; au contraire, les descendants autogamiques, vaincus dans cette lutte inégale, sont éliminés graduellement.

Transmis par l'hérédité, accentué de plus en plus par la sélection naturelle, ce caractère nouveau se développe, s'affirme, se fixe. Puis, une autre variation pourra venir se greffer sur la première et, si elle favorise le croisement, elle prendra pied comme elle; et ainsi de suite. De cette manière, se produisent peu à peu ces adaptations complexes et admirables que le règne végétal nous offre à chaque pas.

Combien les mille détails de structure du calice, de la corolle, de l'androcée, du gynécée ne gagnent-ils pas en intérêt, lorsque nous cherchons ainsi à les comprendre et à en scruter la genèse; lorsque nous considérons la fleur comme un édifice vivant dont chaque assise a été constituée par une variation, dont l'hérédité a été le ciment, et dont la sélection naturelle, en empêchant les déviations nuisibles, formait en quelque sorte le fil à plomb régulateur.

Chez une Graminée à anthères incluses, par exemple, le vent peut difficilement disperser le pollen et le trans-

porter ainsi, à l'occasion, dans les fleurs d'un autre individu. Mais la longueur des filets staminaux n'est pas identique chez tous les pieds d'une même espèce, ainsi qu'il est facile de l'observer chaque jour. Tous les individus à anthères le plus proéminentes sont ceux dont le pollen se trouvera le mieux et le plus fréquemment transporté, et qui, par conséquent, produiront les descendants les plus nombreux et les plus robustes. C'est à leur progéniture que la victoire est assurée. De la sorte, il tendra, peu à peu, à se former une variété de Graminée à anthères très exsertes. D'autre part, la structure du pistil ne sera pas sans influence sur les chances de croisement. Plus la surface stigmatique dépassera les glumes, plus elle sera ample, plus elle sera hérissée de papilles; plus aussi il y aura, pour elle, de probabilités d'arrêter au passage quelques grains de pollen, que le vent aura disséminés. Indépendamment des anthères, le stigmate viendra donc aussi à dépasser les enveloppes florales. Ces prévisions, en quelque sorte théoriques et basées sur le transformisme, reçoivent-elles la sanction des juges suprêmes de toute question scientifique, l'expérience et l'observation? Oui, sans doute. Chacun connaît les filets longs et délicats, les anthères pendantes, les stigmates amples et plumeux de beaucoup de nos Glumacées. Chacun a vu les nuages de pollen que le moindre vent fait s'envoler des céréales de nos champs et des herbes de nos prairies. Nous citerons comme preuves, entre tant d'autres, le *Calamagrostis epigeios,* l'*Anthoxanthum odoratum,* où nous avons pu observer ces détails avec une grande netteté.

Des variations, même extrêmement faibles, ont parfois une grande importance pour procurer l'allogamie et peuvent ainsi décider de la perpétuation ou de l'éli-

mination d'une variété donnée. Nous venons de montrer que c'est le cas pour la position des anthères, chez les fleurs dont le pollen est transporté par le vent. Voici un autre exemple, que l'un de nous a eu occasion d'observer lui-même et pour lequel nous possédons des données assez précises (1).

La corolle du *Pentastemon Hartwegi* et du *P. gentianoides* est en forme de tube ou d'entonnoir; très brillamment colorée, elle sécrète un nectar abondant. Nous avons étudié cinq variétés, appartenant à ces deux espèces, et nous avons vu qu'une seule d'entre elles est visitée régulièrement par les Insectes. Or, nos observations prouvent, pensons-nous, que le précieux privilège de l'allogamie est assuré à cette variété par une différence d'environ 5 *millimètres* dans les proportions de son staminode! C'est à cette différence de 5 millimètres qu'elle doit de fructifier bien mieux que les autres; et si les *Pentastemon*, au lieu d'être cultivés, étaient, dans nos pays, obligés de se propager tout seuls, il n'est guère douteux que l'inégalité de 5 millimètres dans le staminode n'amenât rapidement la victoire de l'une des formes et le déclin des autres, par l'effet de la concurrence vitale.

Structures autogamiques succédanées. — Toutefois, il ne faut pas perdre de vue, comme l'ont fait quelques auteurs, qu'à défaut de croisement, il vaut encore mieux pour le végétal produire des graines par autogamie, que n'en pas produire du tout. Axell (2) est le premier qui ait appuyé sur cette idée juste et

(1) Pour les détails de ces observations, voyez plus loin : Appendice.

(2) S. Axell, *Om anordningarna för de fanerogama växternas befruktning*, p. 86. « Befruktning met eget pollen leder visserligen till sämre resultater, men naturen säger oss tydligen genom kleistogami och andra ombildningar af denna art, att hon finner en mindre god befruktning bättre än ingen. »

féconde. Ce n'est guère que dans les cas où le transport du pollen d'une fleur à l'autre se trouve assuré d'une façon à peu près immanquable, que la plante a pu perdre la faculté de se féconder elle-même : c'est pour cela qu'il y a tant d'espèces qui ne sont ni adynamandres, ni diclines. On rencontre même de nombreuses dispositions, souvent fort curieuses, qui amènent nécessairement l'autogamie, lorsque l'absence d'Insectes ou tout autre motif empêche le croisement de s'effectuer. C'est un point que H. MÜLLER a très bien compris, et ce n'est pas un de ses moindres mérites que d'y avoir insisté et de l'avoir établi par des observations multipliées (1).

On ne doit donc jamais oublier que la structure de la fleur est un compromis entre deux tendances différentes et même opposées, toutes deux avantageuses à la plante et, par conséquent, soumises à la sélection naturelle : l'une est la production du plus grand nombre possible de graines; l'autre, l'adaptation au croisement par gitonogamie et, mieux encore, par xénogamie.

C'est à l'inégale prépondérance de ces deux courants, ainsi qu'aux agents divers de l'allogamie qu'on peut ramener, d'une façon générale, la variété inépuisable des fleurs. Tantôt, en effet, le croisement est seul possible (Orchidées, Ombellifères, etc.; toutes les adynamandres, ainsi que les fleurs chez lesquelles les organes de l'un des sexes ne deviennent adultes que lorsque ceux de l'autre sont fanés); tantôt, et c'est le cas le plus fréquent, l'autogamie subsiste d'une manière suc-

(1) *Die Befruchtung der Blumen*, etc. : passim ; et *Nature*, 1874, X, p. 129 ; *Different modes of self-fertilisation where visits of insects are wanting*. — Voir aussi : A.-S. WILSON (cité dans JUST, *Botanischer Jahresbericht*, 1875, II, p. 903). — TH. MEEHAN, PEDICINO et O. COMES se sont aussi occupés de l'autogamie.

cédanée; tantôt, mais rarement, elle est le mode habituel de fécondation (chez la majorité des plantes à fleurs très petites qui ne sont pas adaptées à la pollination par le vent); tantôt enfin, il semble que l'autogamie existe seule ou à peu près. (*Viola mirabilis?; Voandzeia?; Leersia oryzoides,* en France?; *Salvia cleistogama,* du moins en Allemagne; *Juncus bufonius,* en Russie?)

§ 6

Agents divers de l'allogamie

Par quels intermédiaires l'élément mâle est-il transporté d'une fleur à l'autre? Par des forces physiques, appartenant à la nature inorganique, et par des forces physiologiques, c'est-à-dire des organismes vivants.

Parmi les premières, on distingue les courants de l'atmosphère (les vents), et, pour quelques plantes aquatiques, les courants des eaux; il faut y ajouter, selon O. Kuntze, la rosée (1). Parmi les êtres vivants, il faut signaler les Insectes, certains Oiseaux, et, afin d'être complet, les Limaces, et peut-être même... les Kangourous! Delpino a nommé les plantes : *hydrophiles, anémophiles* et *zoïdiophiles,* selon que leur pollination s'opère par l'eau, le vent ou les animaux. Il a subdivisé les plantes zoïdiophiles, en *ornithophiles,* adaptées aux Oiseaux, *entomophiles,* adaptées aux Insectes, et *malacophiles,* adaptées aux Limaces (2). Si

(1) Kuntze, *Schutzmittel der Pflanzen,* etc. (*Botanische Zeitung,* 1877, pp. 57, 59, 64, 79-80.)

(2) Ces termes ont été généralement adoptés : nous les adopterons aussi. Remarquons, toutefois, que la terminaison « phile » n'indique pas clairement ce que l'on a en vue, et que des mots en « game » auraient peut-être été préférables, d'autant plus qu'*hydrophile* rappelle trop *hygrophile* et semble désigner les plantes qui se plaisent dans les stations aquatiques.]

l'hypothèse de KUNTZE se vérifiait, on pourrait traduire son expression de « Thaubefruchtung » par *drosophilie*. Il distingue la pollination gitonogamique que les gouttes de rosée peuvent amener en ruisselant sur un épi (« Aehrenthaubefruchtung ») et l'autogamie qu'elles peuvent effectuer en roulant dans une corolle (« Corollenthaubefruchtung »). Ce sujet réclame encore bien des observations.

De tous ces modes de transport du pollen, le vent et les Insectes sont de beaucoup les plus importants, les plus efficaces, du moins en Europe et à l'époque actuelle; ce n'est guère que sur eux que l'on possède des observations nombreuses et positives. Le rôle du vent est considérable, mais les Insectes constituent des agents de transport bien autrement sûrs et bien autrement économes de pollen. Il est inutile d'insister sur la fréquence des visites qu'ils font aux fleurs : ceux qui auraient des doutes à cet égard n'ont qu'à se promener, un beau jour d'été, dans un jardin ou dans une prairie, et à ouvrir les yeux. Ils verront tout un monde qui s'agite parmi les fleurs, un va-et-vient d'ailes, un chassé-croisé qui ne s'arrête pas. Il est peu d'Insectes qui ne puissent, au moins exceptionnellement, contribuer à l'allogamie végétale : depuis les Thrips et les Melighetes minuscules jusqu'aux grandes espèces des tropiques. Cependant, dans nos pays, les Diptères et, surtout, les Abeilles et les Papillons jouent le rôle le plus important et se sont adaptés, d'une façon toute particulière, à butiner dans les fleurs (1). Ces animaux

(1) Voir, sur les adaptations des Insectes, l'intéressant chapitre : *Blumenbesuchende Insekten und Anpassungen derselben an die Blumen*, dans le livre de H. MÜLLER, *Die Befruchtung der Blumen*, etc., et quelques autres travaux du même auteur ; — ainsi que F. DELPINO : *Ulteriori osservazioni e considerazioni sulla dicogamia*, dans *Atti della Società Italiana delle Scienze naturali*, XVII, p. 373 et suivantes.

transportent le pollen d'une fleur à l'autre, *sans le vouloir* et sans aucune intention de rendre service au règne végétal, est-il besoin de le dire? Ce qu'ils vont chercher dans les corolles, ce sont les grains polliniques qu'ils dévorent, c'est le nectar qu'ils sucent, ce sont les tissus délicats des organes floraux qu'ils rongent quelquefois. Ici intervient donc la structure de la fleur : elle fait que l'Insecte, dans ses visites, se couvre *forcément* de pollen et en dépose, *malgré lui*, sur le stigmate (1).

Qu'on ne trouve point paradoxal de voir cette même poussière, que les Insectes doivent transporter d'une fleur à l'autre, leur servir souvent de nourriture. Car la perte qui en résulte, toute grande qu'elle puisse être, est bien petite si on la compare aux quantités énormes de pollen inemployé, que les plantes anémophiles sont obligées de produire. D'ailleurs, les immenses avantages procurés par l'allogamie font comprendre que les végétaux aient tendu à l'acquérir par sélection naturelle, même au prix de sacrifices considérables. Ainsi, chez plusieurs Figuiers diclines (2), les ovules des fleurs femelles de certains individus sont sacrifiés à un petit Insecte, le *Chalcis Psenes*, qui opère la pollination allogamique de ces plantes : c'est même là, probablement, la plus ancienne observation que nous possédions sur le rôle des Insectes, puisqu'elle est due à Linné (3). De même, récemment, Riley a montré que les Yuccas livrent bon nombre de leurs ovules à la

(1) Le cas du *Pronuba Yuccasella* fait peut-être seul exception à cette règle. Voyez plus bas, p. 83, note 1.

[(2) Pour la fécondation du Figuier, voir : Solms, *Abhandlungen der königlichen Gesellschaft der Wissenchaften zu Göttingen*, 1882 ; — F. Müller, *Kosmos*, 1882-1883 ; — P. Mayer, *Mittheilungen aus der Zoologischen Station Neapel*, 1882 ; — Solms, *Botanische Zeitung*, 1885.]

(3) *Amœnitates academicae*, I (d'après Axell).

voracité du Lépidoptère qui les féconde, le *Pronuba Yuccasella* (1).

Il est, dans les mœurs des Insectes, différents détails importants au point de vue des plantes entomophiles (2). Nous nous contenterons d'en rappeler deux : d'abord, les Insectes, et tout particulièrement les Abeilles, limitent leurs visites, aussi longtemps que possible, à la même espèce végétale : elles ont, si l'on pouvait s'exprimer ainsi, une grande « fidélité spécifique » (3). C'est un fait facile à constater et dont la connaissance remonte au moins à Aristote. Les Abeilles agissent très probablement de la sorte pour gagner du temps (« *time is honey* », comme on l'a dit plaisamment). Car elles doivent presque toujours, afin d'atteindre le nectar, donner à leur corps et à ses diverses parties des positions bien déterminées et variables d'une espèce de fleur à l'autre : elles continuent donc, autant qu'elles le peuvent, à profiter tout de suite de l'expérience fraîchement acquise (4).

La deuxième particularité des Insectes, est que leur instinct de butiner n'a rien de très précis, de très limité : ils vont à la recherche de fleurs en général, et non de telles fleurs prédéterminées. On les voit, en effet, chercher souvent du nectar, soit où il n'y en a

(1) Au sujet de ce merveilleux Insecte, voir CH. V. RILEY : *Transactions of the St-Louis Academy of Science*, 1873, pp. 55-64 ; 1877, pp. 208-210 et p. 570; et *American Naturalist*, vol. VII, octobre 1873.

(2) DARWIN, *The Effects of Cross and Self-Fertilisation*, chap. XI.

[(3) BENNETT, *On the constancy of Insects and their visits to flowers*, Linnean Society of London, Zoology, vol. XXI, 1883, nos 247-248. (Ou vol. XVII, p. 175) — Contre la constance des Insectes, voir BULMAN, *Constancy of the Bee;* 1902.]

(4) Peut-être aussi, selon KUNTZE (*Schutzmittel der Pflanzen*, etc., p. 87), le font-elles par raffinement gastronomique, pour ne pas produire dans leur estomac un salmigondis de différents nectars ; — mais si cette raison était la seule, les Abeilles n'agiraient pas ainsi lorsqu'elles se bornent à récolter du pollen pour la ruche.

point, soit dans des corolles où il leur est inaccessible (1); ils visitent aussi volontiers des plantes exotiques que des espèces indigènes, de nouvelles venues que d'anciennes connaissances. C'est ce que nous avons pu vérifier, par exemple, pour les *Pentastemon*, le *Monarda*, le *Linaria striata*, plusieurs Sauges et plusieurs Véroniques étrangères à notre flore, qui faisaient, dans un jardin des environs de Bruxelles, une concurrence victorieuse à nos fleurs sauvages.

Darwin a groupé quelques faits qui montrent à quelle distance incroyable les Insectes peuvent, dans leur vol, transporter du pollen (2). Voici deux autres cas qui méritent d'être rappelés : le premier, c'est le fameux Pistachier femelle du Jardin des Plantes, observé au siècle dernier par Bernard de Jussieu, et qui fut fécondé par du pollen venant d'une distance de plus de un kilomètre et demi. Le second est bien autrement extraordinaire. Vers 1505, il y avait en Italie, à Brindes, un Palmier mâle, et, à Otrante, un Palmier femelle. Malgré cette distance, qui n'est pas de moins de *50 kilomètres*, la fécondation s'opéra, s'il faut en croire le poète Pontanus (3); et il est vraisemblable que les Insectes ne furent pas étrangers à ce transport de pollen.

En Europe, il n'y a point d'Oiseau qui joue un rôle dans la fécondation des plantes. Mais dans les autres parties du monde, surtout dans les régions chaudes, il n'en est plus de même. Là, les Colibris, les Oiseaux-mouches, les Souïmangas, avec leur bec mince, leur

(1) Comme on le verra plus loin, l'un de nous a observé des Insectes essayant inutilement de butiner dans les fleurs de certaines variétés de *Pentastemon*.

(2) *The Effects of Cross and Self-Fertilisation*, p. 378.

(3) Cité par de Candolle, *Introduction à l'étude de la botanique*, Bruxelles, 1837, p. 157.

langue délicate et souvent plumeuse, comptent parmi les visiteurs les plus assidus d'un grand nombre de fleurs. En examinant bien le peu que nous savons jusqu'ici sur cette question, on doit conclure nécessairement que si presque tous les détails sont encore obscurs, le fait même de la participation des Oiseaux à l'allogamie végétale est établi d'une manière indiscutable, malgré les doutes émis par KUNTZE (1). DELPINO a coordonné avec beaucoup de talent des matériaux épars et, dans bien des cas, a deviné, plus qu'il ne l'a observée, l'action des Oiseaux. DARWIN a également rassemblé des preuves qui établissent leur rôle de fécondateurs. On peut ajouter aux données réunies par ces savants, les observations directes de FRITZ MÜLLER (2) et quelques passages plus anciens, parmi lesquels il n'en est pas de plus explicite que celui où BUFFON, en 1778, décrivait l'Oiseau-mouche (3). MARCGRAVE avait déjà dit auparavant du même animal : « victitat floribus solum. » Cependant les Oiseaux vont chercher dans les fleurs non seulement le nectar, mais encore les Insectes qui peuvent y être attirés. C'est ce que BELT a observé pour le *Marcgravia nepenthoides* et c'est aussi ce qu'on peut déduire des fragments d'Insectes trouvés dans l'œsophage des Colibris et de la chasse que les Souïmangas font aux mouches (4).

Les naturalistes qui sont à même de le faire, ren-

(1) KUNTZE, *Schutzmittel der Pflanzen*, etc., p. 6, en note.

(2) DELPINO, *Ulteriori osservazioni e considerazioni sulla dicogamia*, dans *Atti della Società Italiana delle Scienze naturali*, 1875, XVII, pp. 389-401. — DARWIN, *The Effects of Cross*, etc., p. 371. — FR. MÜLLER dans H. MÜLLER, *Befruchtung der Blumen*, etc., pp. 147, 191.

(3) BUFFON, œuvres annotées par FLOURENS, t. VII, p. 147. On trouvera à cette place des citations intéressantes d'auteurs de l'époque.

(4) TH. BELT, *The Naturalist in Nicaragua*. — BADIER, *Journal de Physique*, janvier 1778. — QUERHOËNT et CUVIER, cités dans BUFFON, t. VII, pp. 120, 148 et 168.

draient service à la science en étudiant, sur place, les relations des fleurs et de certains Oiseaux. L'intérêt de cette question ressort suffisamment des travaux de DELPINO et de cette remarque de GOULD que le Colibri visite au moins la moitié des espèces propres à l'Amérique du Nord.

Le rôle des Mollusques est beaucoup plus restreint; mais, tout étrange que cela puisse sembler, il n'en paraît pas moins réel. DELPINO a noté certains Gastropodes pulmonés comme fécondateurs de quelques plantes, et H. MÜLLER a, jusqu'à un certain point, confirmé cette observation, au moins pour le seul genre européen que DELPINO regarde comme malacophile, le *Chrysosplenium* (1). Ajoutons que KUNTZE (2) admet une beaucoup plus grande extension de la malacophilie aux époques géologiques passées, ce qui serait en rapport avec l'abondance des Mollusques fossiles.

[Pour certains Thallophytes, les animaux peuvent parfois favoriser la fécondation : tel est le cas des Vorticelles pour *Ulothrix* et certaines Floridées (DODEL-PORT) et de quelques Entomostracées (*Cypris*, etc.) pour les Characées (DE BARY). Chez les Characées on observe même ce fait remarquable que les espèces dioïques ont des organes rouges comme les anthéridies, tandis que la plupart des espèces monoïques ont des organes verts.]

Enfin, nous avons parlé des Kangourous. KERNER a en effet émis l'hypothèse que ces Marsupiaux effectueraient l'allogamie d'une Protéacée australienne, le *Dryandra*, en venant lécher le nectar dont les inflorescences regorgent (3). Il n'y a, sans doute, rien d'impos-

(1) DELPINO, *Loc. cit.*, XII, p. 229, et XVII, p. 358. — H. MÜLLER, *Op. cit.*, pp. 93-94.

(2) KUNTZE, *Schutzmittel der Pflanzen*, etc. (*Botanische Zeitung*, 1877, p. 57).

(3) KERNER, *Schutzmittel des Pollens*, etc., pp. 45-46.

sible à ce que la langue de quelque Mammifère transporte du pollen d'une fleur à l'autre, mais chez la plante que KERNER a en vue, la structure de la fleur semble plutôt adaptée à des Oiseaux de petite taille, comme c'est d'ailleurs le cas pour beaucoup de Protéacées.

Nous savons maintenant combien l'allogamie est plus avantageuse que l'autogamie; combien, par conséquent, la sélection naturelle pourra puissamment développer les moindres variations qui amènent le croisement. Et comme nous venons de voir que les Insectes sont les agents inconscients de la pollination allogamique chez la plupart des fleurs de nos pays, nous devons nous demander quelles sont les particularités essentielles de structure florale qui assurent la visite des Insectes et le transport allogamique du pollen (1).

§ 7

PARTICULARITÉS QUI AMÈNENT LA VISITE DES INSECTES OU CARACTÈRES ENTOMOPHILIQUES. — CHASMOGAMIE ET CLÉISTOGAMIE.

Il y a une condition primordiale, sans laquelle l'accès de tout agent extérieur est exclu. Cette condition, c'est l'épanouissement de la fleur, la *chasmogamie* (AXELL). Une fleur doit de toute nécessité s'ouvrir ou pouvoir au moins être ouverte par les Insectes (*Linaria,* etc.), pour que ceux-ci soient en état d'intervenir dans sa pollination : c'est une loi qui ne

(1) F. HILDEBRAND, *Die Geschlechter-Vertheilung bei den Pflanzen,* 1867. — S. AXELL, *Om anordningarna för de fanerogama växternas befruktning,* 1869. — H. MÜLLER, *Op. cit.,* p. 425 sqq. — DELPINO, *Ulteriori osservazioni,* etc., dans *Atti della Società Italiana delle Scienze naturali,* XVI, pp. 151-350, et XVII, pp. 266-281. — DARWIN, *The Effects of Cross,* etc., pp. 372-381.

peut souffrir aucune exception. Chacun sait que l'immense majorité des fleurs rentre dans la catégorie des chasmogames. Cependant, quelques végétaux en produisent d'autres, qui restent hermétiquement closes pendant *toute* leur vie et qui, nous l'avons déjà dit, ont reçu le nom de *cléistogames* (Kuhn) (1).

Arrêtons-nous y un instant. Les fleurs cléistogames proprement dites ne sont jamais grandes; elles ont la corolle réduite ou même nulle; leurs étamines sont peu nombreuses et leur pollen peu abondant émet directement les tubes polliniques vers le pistil, sans sortir des anthères. (Il est donc inexact, comme on le soutient quelquefois, que le contact avec la viscosité du stigmate ou avec un fluide analogue, soit indispensable à la production des tubes polliniques). On rencontre des espèces à fleurs cléistogames, réparties dans des familles de plantes très différentes. Citons parmi les végétaux de notre flore qui sont de ce nombre, l'*Oxalis Acetosella,* plusieurs *Viola* (*V. hirta, odorata, palustris, sylvatica, canina, lancifolia :* bref toutes nos « Violettes », mais pas nos « Pensées »), l'*Impatiens Noli-tangere,* le *Drosera rotundifolia,* le *Lamium amplexicaule,* etc. — Darwin, complétant la liste qu'avait donnée Kuhn, énumère cinquante-cinq genres dont une ou plusieurs espèces portent des fleurs cléistogames outre leurs fleurs ordinaires. Ces genres rentrent dans vingt-cinq familles,

(1) Voyez plus haut, p. 61, note 1. — Duchartre a employé dans le même sens le mot *clandestines,* Bennett le mot *cleistogenous* (*Nature,* 1873, p. 50) et Darwin le mot *cleistogene* (*Effects of Cross,* etc., 1876, p. 3 et passim); mais celui-ci s'est conformé depuis à l'usage, désormais général, et dit *cleistogamic* (*The different Forms of Flowers,* 1877, passim). Le chapitre VIII de ce dernier ouvrage est consacré tout entier aux fleurs cléistogames. Pour les détails, nous y renvoyons le lecteur.

[Sur la cléistogamie et ses causes, voir l'important travail de Vöchting, *Einfluss des Lichtes auf die Gestaltung und Anlage der Blüthen,* dans *Pringsheim's Jahrbücher,* t. XXV, nº 2, 1893.]

tant Monocotylédones que Dicotylédones. Il faudrait y ajouter, d'après PHILIPPI, le *Godetia Cavanillesii* (Onagrariées); d'après H. SOLMS-LAUBACH, le *Brugmansia Zippelii* (Rafflésiacées); d'après LUDWIG, le *Collomia grandiflora* (Polémoniacées) (1); d'après PRINGLE, le *Dalibarda repens* (Rosacées), le *Danthonia spicata* et d'autres Graminées (2); d'après HOFFMANN, le *Papaver hybridum* (3). Des fleurs cléistogames ont encore été signalées chez les espèces suivantes : *Collomia coccinea* Lehm. et *C. linearis* Nutt. (4); *Potentilla reptans* (5); *Cardamine chenopodifolia* (6), etc. Il y a plus : on a signalé chez les Mousses (*Mnium*) des inflorescences qu'on pourrait à bon droit appeler cléistogames et FRITZ MÜLLER a même découvert une vraie reproduction cléistogamique, qui intervient d'une façon succédanée chez certains Insectes, les Termites du Brésil (7).

Chez les fleurs cléistogames, l'autogamie directe est inévitable et conduit toujours à une autocarpie. Dans quelques cas, les fleurs cléistogames paraissent produire un peu plus de graines par fruit que les fleurs chasmogames; dans d'autres cas, au contraire, moins : les observations sont jusqu'ici trop peu nombreuses pour mener à une règle générale. Nous n'avons pas rencontré de renseignements sur le poids des graines de ces deux catégories et la seule observation que nous ayons faite nous-mêmes à ce sujet nous a montré les

(1) *Botanische Zeitung*, 1870, pp. 104-106; 1876, nos 29-32, et 1877, 7 décembre.

(2) *Silliman's Journal*, 1878, p. 71, cité par *Journal of Botany*, avril 1878, p. 123.

(3) *Botanische Zeitung*, 10 mai 1878, p. 290.

(4) J. MILDE, *Botanische Zeitung*, 1865, p. 388. — FR. MÜLLER, *Jenaische Zeitschrift*, 1873, pp. 451-463.

(5) SCHARLOK, *Botanische Zeitung*, 1878, 11 oct.; LUDWIG, *ibid.*, 22 novembre.

(6) G. HENSLOW, *Nature*, 1876, no 364, p. 543.

(7) GRISEBACH, *Botanische Zeitung*, 1878, 15 novembre.

deux sortes de graines également lourdes. En effet, 100 graines de fleurs chasmogames d'*Oxalis Acetosella* ont pesé en tout 125 milligrammes, et 20 graines cléistogames de la même espèce et récoltées en même temps, 24 milligrammes, ce qui donnerait 120 milligrammes pour 100 graines. Une récolte postérieure ne nous fournit que 48 graines chasmogames pesant 44,5 milligrammes, soit 92,5 milligrammes pour 100 graines, et 3 graines cléistogames pesant 3 milligrammes, soit 100 milligrammes pour 100 graines. D'après ces résultats peu complets, il faudrait donc conclure provisoirement à l'égalité de poids des deux espèces de semences. Mais si le nombre et le poids des graines n'accusent pas une différence très sensible, il semble, toutefois, que les plantes qui en naissent soient légèrement inégales : du moins Darwin a-t-il vu, aussi bien chez l'*Ononis minutissima* que chez le *Vandellia nummularifolia,* les plantes issues de graines allocarpiques chasmogames l'emporter sur les autres par leur taille.

Lorsque, en 1863, peu après la publication du beau travail de Darwin sur les *Primula,* Hugo von Mohl appela l'attention sur les plantes cléistogames, on crut voir une contradiction inexplicable entre les fleurs qui, comme les Orchidées ou les Primevères, sont si clairement adaptées à l'allocarpie, et les fleurs cléistogames qui sont adaptées, non moins clairement, à l'autocarpie.

Aujourd'hui la contradiction n'existe plus, parce que le problème est posé dans ses termes véritables. Que l'on se souvienne, en effet, que la structure florale, comme nous l'avons expliqué plus haut, est un compromis entre deux tendances, toutes deux soumises à la sélection naturelle, et l'on comprendra la coexistence des fleurs cléistogames et des fleurs ouvertes chez

la même espèce. Celles-ci procurent à la plante les grands avantages de l'allogamie et retrempent, en quelque sorte, constamment sa vigueur; celles-là assurent sa reproduction, malgré les intempéries, malgré le manque d'Insectes, et au prix d'une dépense très faible de matière organisée. Quand il y a compétition entre les individus nés des graines cléistogames et ceux qui proviennent des graines chasmogames, il n'est pas douteux que les chasmogames ne soient, la plupart du temps, vainqueurs. Mais il se peut fort bien que, par une température ou trop élevée ou trop basse pour le développement normal des corolles, dans une saison où les Insectes fécondateurs feraient, par accident, défaut, une espèce doive uniquement à ses fleurs cléistogames de ne point s'éteindre tout à fait.

Darwin a fait remarquer que, chez plusieurs espèces, les fleurs cléistogames enterrent leurs fruits et les mûrissent sous le sol : c'est encore là une adaptation qui tend évidemment à tenir un certain nombre de graines en sûreté, en réserve, sans les exposer aux chances de la dissémination. Il y a toutefois un point connexe auquel on ne semble pas avoir prêté suffisamment attention. Chez ces espèces, disons-nous, les fleurs cléistogames ensevelissent leurs graines; celles-ci germent et des individus descendus *sans croisement* d'un même ancêtre se trouvent ainsi réunis côte à côte. Mais alors le croisement que les Insectes amèneront entre les fleurs chasmogames des plantes considérées, sera la plupart du temps une union entre proches parents, union peu profitable, comme les expériences l'ont prouvé. Aussi la sélection naturelle a-t-elle dû tendre à écarter ce préjudice, auquel toutes les espèces à fleurs cléistogames sont plus ou moins exposées.

C'est ce que l'observation confirme. Nous nous atten-

dions à trouver — et nous avons trouvé en effet — que beaucoup de plantes à fleurs cléistogames, surtout celles dont les ovaires cléistogamiques s'enterrent, eussent dans leurs fruits (ou au moins dans ceux de leurs fleurs chasmogames) un mécanisme de dissémination à distance. C'est le cas chez les *Viola,* dont les fruits cléistogamiques s'enfoncent sous terre et dont les fruits chasmogamiques lancent avec élasticité leurs graines; c'est le cas chez les *Oxalis,* dont les capsules cléistogamiques sont courbées vers le sol et souvent hypogées, tandis que, dans les capsules aériennes, les graines sont projetées *avec une grande violence* par leur curieuse arille blanche; c'est le cas pour les *Impatiens* dont chacun connaît les fruits puissamment élastiques; c'est le cas de plusieurs Légumineuses à fleurs cléistogames, chez lesquelles les valves des gousses se tordent avec élasticité; c'est encore le cas pour les Acanthacées, dont six genres ont des fleurs cléistogames, et probablement, en même temps (comme c'est la règle chez cette famille), des capsules projectiles (1). On trouve des dispositions analogues, quoique souvent moins prononcées, chez la plupart des autres espèces à fleurs cléistogames : rappelons seulement les graines ailées du *Drosera rotundifolia,* le fruit des *Oxybaphus* (Nyctaginées), etc. (2).

(1) Pour des détails sur ces modes de dissémination des graines, voir Hildebrand, *Verbreitungsmittel der Pflanzen,* 1873. — Le *Ruellia* (Acanthacées), qui a des fleurs cléistogames, a certainement des capsules élastiques (Linné, *Philosophia botanica,* edit. secunda, Berolini, p. 87).

(2) Grisebach (*Botanische Zeitung,* 1878, 15 novembre) a montré que les fruits des fleurs cléistogames du *Cardamine chenopodifolia* sont des silicules qui s'enterrent, tandis que les fleurs chasmogames produisent des siliques dont les graines sont disséminées par le vent. Ludwig signale aussi (*Botanische Zeitung,* 1878, 22 novembre) un mécanisme de projection de graines chez les divers *Collomia* qui ont des fleurs cléistogames. Ce sont là, semble-t-il, d'intéressantes confirmations de l'opinion que nous avons émise.

Pour exprimer notre remarque d'une autre façon, nous dirons que, selon nous, des plantes dont les semences se dispersent au loin, sont plus aptes que d'autres à subir graduellement, chez quelques-unes de leurs fleurs, la transformation cléistogamique. Car chez elles, la dissémination des graines obvie aux unions trop consanguines qui, sans cela, seraient un sérieux obstacle à la production prolongée de fleurs cléistogames.

Les fleurs cléistogames proprement dites ne s'épanouissent jamais et diffèrent souvent d'une manière profonde des fleurs normales de la même espèce. Cependant elles ne sont certainement pas autre chose que des fleurs normales, qui se sont métamorphosées petit à petit. On rencontre souvent, en effet, toutes les transitions possibles entre les fleurs chasmogames et les fleurs cléistogames; il y a même certaines fleurs qui, par un simple changement dans les conditions extérieures, peuvent passer de l'une à l'autre de ces deux classes. C'est ce qui s'observe, par exemple, chez quelques espèces aquatiques : submergées, elles sont cléistogames; émergées, chasmogames. Nous avons recueilli en Campine, dans les marais de Genck, quelques pieds de *Subularia aquatica* complètement inondés : leurs fleurs étaient bien closes. Elles restent en général dans cet état tant qu'elles sont sous l'eau et elles se fécondent alors elles-mêmes (1). Nous avons transporté ces plantes et nous les avons cultivées dans des pots où elles n'étaient plus submergées : eh bien! *les mêmes fleurs* qui étaient cléistogames à Genck, devinrent chasmogames à Bruxelles. [VÖCHTING (2) a

(1) Selon HILDEBRAND, *Geschlechter-Vertheilung*, p. 77, et AXELL, *Op. cit.*, p. 14.

[(2) VÖCHTING, *Loc. cit.*]

montré que l'on peut obtenir des fleurs chasmogames ou des fleurs cléistogames suivant qu'on les éclaire plus ou moins fort.] On pourrait encore citer parmi ces fleurs en quelque sorte *hémi-cléistogames* ou éventuellement cléistogames, le *Cicendia filiformis* et l'*Helodes palustris* dont les corolles ne paraissent s'ouvrir que très rarement; d'après notre ami le Dr Bamps, il en est de même des petites fleurs du *Filago minima*.

Si l'on considère ce que nous venons de dire des fleurs cléistogames, on se convaincra sans peine que les plantes qui les portent ne sont pas du tout exclues de l'allogamie; car l'on ne connaît aucun exemple certain d'une espèce ne produisant absolument que des fleurs closes (1). Dans certaines conditions, il peut être très avantageux ou même indispensable au maintien d'une espèce de produire de semblables fleurs autocarpiques. Elles constituent à ce titre, comme à tant d'autres, un phénomène bien digne d'intérêt. Mais jamais les fleurs qui s'épanouissent ne font tout à fait défaut; et quand cela serait, cela n'empêcherait pas l'immense majorité des Phanérogames d'avoir des fleurs chasmogamiques. Or la chasmogamie est, nous l'avons dit, la condition première de toute intervention extérieure et, par là, de tout croisement.

Nectar (2), parties comestibles de la fleur, etc. — Ce n'est pas simplement parce que les fleurs leur sont accessibles que les Insectes s'y rendent. Ces hôtes y sont appelés par un attrait puissant : une table toujours servie. Le nectar sucré que les fleurs sécrètent et

(1) Nous avons énuméré, p. 80, les seuls exemples connus de plantes qui ne produisent pas de fleurs chasmogames ou dont toutes les fleurs chasmogames seraient toujours stériles. *Aucun* d'eux n'est à l'abri de la critique.

[(2) W. J. Behrens, *Die Nectarien der Blüthen*, dans *Flora*, 1879.—G. Bonnier, *Les Nectaires*, dans *Annales des Sciences naturelles*, 1878, nos 1 et 2.]

le pollen que leurs anthères produisent forment la principale nourriture d'un grand nombre d'Insectes et constituent, pour beaucoup d'autres, des friandises qu'ils semblent priser fort. C'est que ce sont deux aliments précieux et qui se complètent l'un l'autre : l'un, formé surtout d'hydrates de carbone, l'autre, composé surtout de matières albuminoïdes; l'un, plus ou moins liquide, l'autre, solide (1). Si le suc des fleurs est du *nectar* pour les Insectes, on pourrait donc continuer la comparaison mythologique et regarder le pollen comme leur *ambroisie*. — Le nectar peut être élaboré et accumulé dans les parties les plus diverses de la fleur et même, dans quelques cas, hors de la fleur; le nectaire, comme le dit Sachs, « n'exprime, par conséquent, aucun concept morphologique, et le sens qu'il faut y attacher est purement physiologique ». Le liquide sécrété est souvent protégé contre la pluie et les hôtes inutiles, par les dispositions les plus intéressantes et les plus variées. A ce point de vue, les poils jouent fréquemment un grand rôle.

La moindre attention prêtée aux Insectes montre si évidemment que, chez la plupart des fleurs, ils viennent pour puiser du nectar ou récolter du pollen, que nous croyons superflu d'insister. Il n'y a pas l'ombre d'un doute que la sécrétion de nectar et la production d'une quantité de pollen ne doivent, avec la chasmogamie, compter au tout premier rang des particularités qui assurent aux plantes les visites des Insectes (2).

[(1) Sur le mode d'utilisation du pollen et du nectar par les Abeilles, voir G. Bonnier, *Fleurs et Insectes*, dans la *Revue scientifique*, 2 avril 1881, p. 420.]

(2) Si la description que O. Comes (*Studii sulla impollinazione in alcune piante*, 1874, p. 19) donne du *Cobaea scandens* Cav. est exacte, le nectar pourrait chez cette espèce servir à entraîner du pollen vers le stigmate, pour amener une autogamie succédanée; — outre son rôle d'aliment pour les Insectes, mais non à l'exclusion de ce rôle comme le croit Comes.

Mais les fleurs présentent encore parfois d'autres portions comestibles, que les Insectes y viennent dévorer (1). Enfin, plusieurs corolles offrent un abri excellent contre le froid, le vent, la pluie : nul doute que ce ne soit également là une cause qui attire des Insectes, comme il résulte, d'ailleurs, des observations de H. Müller. — Les fleurs sont donc de véritables hôtelleries où les Insectes peuvent trouver à la fois le logement et la table, le boire et le manger.

Organes colorés. — Les organes colorés, comme tout ce qui rend les fleurs voyantes, agissent aussi pour attirer et guider les Insectes. C'est ce que Darwin a démontré en coupant, par exemple, les pétales bleus de quelques fleurs de *Lobelia Erinus* : ces fleurs mutilées ne furent plus visitées une seule fois, alors que les autres fleurs l'étaient constamment (2). C'est donc, en partie, grâce à la couleur, que les Insectes distinguent les fleurs d'avec les organes végétatifs et qu'ils se dirigent vers elles. On sait de plus, par les intéressantes expériences de J. Lubbock, que les Abeilles reconnaissent fort bien les diverses couleurs et l'on possède des preuves indirectes du même fait pour les autres Insectes. Lubbock (3) plaça, sur des morceaux de papier différemment colorés, de petites plaques de verre enduites de miel. Une Abeille qui était venue sucer le miel déposé sur le papier orangé, retourna vingt fois à ce même papier, quoiqu'on l'eût changé de place; même le lendemain, elle revint vingt et une fois au papier orangé ou à un

(1) Delpino, *Ulteriori osservazioni*, etc., dans *Atti della Società Italiana delle Scienze naturali*, XVII, p. 205.

(2) Darwin, *The Effects of Cross and Self-Fertilisation*, p. 420.

(3) Sir J. Lubbock, *Observations on Bees and Wasps* (*Journal of the Proceedings of the Linnean Society, Zoology*, XII, p. 128).

papier jaune, et quatre fois seulement à d'autres papiers. On obtient un résultat analogue en habituant l'Abeille au papier bleu : elle revient toujours au miel qui est sur ce papier, malgré les déplacements qu'on fait subir à celui-ci (1). Ces observations démontrent d'abord que les Abeilles savent reconnaître les couleurs et ensuite qu'elles sont fort esclaves de l'habitude.

Nous nous expliquons donc l'utilité des teintes brillantes chez les fleurs, et leur variété : car s'il est avantageux à une plante de frapper les regards des Insectes par ses nuances vives, il lui est avantageux aussi de pouvoir être distinguée de celles qui l'entourent, afin de permettre aux Insectes cette fidélité spécifique dont nous avons parlé. Des fleurs de même teinte (*Viola* et *Hyacinthus,* selon H. Müller; *Erica* et *Calluna*, selon Darwin; *Bellis* et *Anemone,* selon Delpino (2); *Veronica triphyllos* et *hederaefolia,* d'après nos observations) sont souvent confondues par les Insectes, ce qui est évidemment un obstacle à une fécondation allogamique régulière. Aussi la sélection naturelle a-t-elle dû conduire non seulement à une grande richesse de coloris dans le règne végétal, mais encore à une grande diversité : cette prévision est, on le sait, pleinement confirmée par les faits.

En général, c'est la corolle qui forme le principal organe coloré de la fleur. Toutefois d'autres parties

(1) On a récemment discuté sur le sens de la couleur chez les Anciens (Hugo Magnus : *Die geschichtliche Entwickelung des Farbensinnes,* 1877; résumé par Thomas dans l'*Athenaeum belge,* 6 janvier 1878) : il nous semble que des expériences analogues à celles de Lubbock, faites sur les Mammifères, notamment sur les Singes et les races d'Hommes les plus inférieures, seraient de nature à éclairer beaucoup le débat.

(2) Pour les deux premiers exemples, voir Darwin, *The Effects of Cross*, etc., pp. 416 et 421; pour le troisième, Delpino, *Loc. cit.*, XVI, p. 158.

peuvent remplir ce même rôle d'étendard, cette « fonction vexillaire » comme l'appelle DELPINO. Chez le *Melampyrum arvense* de notre zone calcareuse, par exemple, les bractées purpurines contribuent pour une bonne part à l'aspect éclatant de l'inflorescence; tandis qu'une espèce voisine qu'on trouve en France, le *Melampyrum nemorosum,* a de belles bractées violacées. Le calice et les étamines fonctionnent aussi parfois comme organes vexillaires et l'on trouvera chez DELPINO une liste des parties qui peuvent agir de même (1). Nous n'y avons remarqué qu'un oubli : il a rapport aux pédoncules floraux. Si l'on prend en effet un pied fleuri d'*Andromeda polifolia,* on sera frappé de la part considérable qui revient aux longs et jolis pédicelles roses, dans l'effet que produit cette charmante plante. Il serait facile de citer bon nombre d'autres espèces où les pédoncules jouent un rôle vexillaire analogue : *Muscari, Erica Shannoniana, E. pedunculata,* etc.

Les corolles sont fréquemment marquées de stries ou d'anneaux qui se détachent par leur nuance sur la teinte générale. Quand il y a un anneau, il encadre le point par où l'Insecte doit insinuer sa trompe pour arriver au nectar; lorsqu'il y a des stries, elles convergent vers ce point. Parmi nos végétaux les plus communs, les Myosotis, les Primevères, rentrent plutôt dans le premier cas; la Pensée, la Mauve, se rangent dans le second; les Véroniques et d'autres fleurs possèdent à la fois un anneau central et des nervures convergentes. KONRAD SPRENGEL qui, le premier, fit attention à ces marques, était d'avis qu'elles indiquent à l'Insecte le chemin du nectar : aussi les

(1) DELPINO, *Loc. cit.*, XVI, p. 159.

nomma-t-il « Saftmale », ce que KURT SPRENGEL a traduit par « nectarostigmata » et DELPINO par « nettarindici ». Comme ce dernier mot est difficile à franciser et que d'ailleurs il n'est pas très correctement formé, nous nous hasardons à proposer le terme : *nectarosèmes* (1). — Quoique les expériences décisives à ce sujet restent encore à faire (nous projetons de les entreprendre, dès que nous en trouverons l'occasion), il est dès aujourd'hui très probable qu'il y a un fond de vérité dans l'idée de SPRENGEL. Les nectarosèmes manquent aux fleurs nocturnes, où ils seraient inutiles; ils sont surtout apparents dans les fleurs très irrégulières dont le nectar est profondément caché, et ils offrent des cas fréquents de variation corrélative avec le nectaire : tout cela semble bien indiquer que ces taches de couleur facilitent aux Insectes la recherche du nectar et qu'elles se sont développées, par sélection naturelle, comme adaptation à leurs visites.

Enfin, ce n'est pas la coloration seule qui rend les fleurs apparentes : une grande taille, des labelles larges, des étendards voyants, le groupement en épis ou en capitules denses, sont autant de caractères éminemment favorables pour allécher les Insectes et leur faire gagner du temps. H. MÜLLER a en effet résumé les nombreuses observations comparatives qu'il a faites chez les espèces voisines, par la loi suivante :

« Toutes autres choses égales d'ailleurs, une fleur est d'autant plus visitée par les Insectes qu'elle est

(1) De νέκταρ, nectar et σῆμα, marque. « Nectar » étant, au fond, plus grec que latin, le mot « nettarindice » et plusieurs autres de DELPINO ne sont pas irréprochables. — Quant à « nectarostigma », il rappelle, sans raison, le stigmate avec qui les nectarosèmes n'ont rien à faire.

plus voyante (augenfällig) (1); » ce dernier mot étant pris dans son acception la plus large (2).

Odeurs. — Les odeurs des fleurs ne leur sont pas moins utiles que leur coloris, pour attirer de loin les Insectes fécondateurs. Une foule de faits le démontrent. Nägeli fixa à des branches des fleurs artificielles dont quelques-unes étaient parfumées avec des essences et les autres ne l'étaient pas : les Insectes étaient attirés par les premières d'une façon indubitable. Ils sont même sensibles à des odeurs qui nous échappent, et cela à des distances parfois considérables, comme le prouvent les observations de Huber (3) et de beaucoup d'autres. Nous avons été frappés par le même fait, en étudiant le *Pentastemon*. Plus que les autres fleurs, celles qui se sont spécialement adaptées aux visites d'Insectes nocturnes ou crépusculaires, répandent des senteurs vives et pénétrantes. On en comprend la cause : chez elles, la couleur ne saurait que peu ou point servir de guide. A titre d'exemples, nous citerons l'*Hesperis tristis*, le *Nicotiana noctiflora*, le *Monarda ciliata*, le *Lonicera Caprifolium* et le *Silene nutans* qui a été étudié à ce point de vue par Kerner (4). On remarque que, généralement, ces plantes n'exhalent leur parfum que le soir ou la nuit, ce qui leur est avantageux, d'abord comme

(1) H. Müller, *Op. cit.*, p. 426.

[(2) F. Plateau expose, dans une longue série de travaux (*Comment les fleurs attirent les Insectes*, dans le *Bulletin de l'Académie royale de Belgique, Mémoires* (1895-1897), etc., etc.), de nombreuses expériences desquelles il croit pouvoir tirer la conclusion que les organes dits « vexillaires » n'attirent guère les Insectes et que ceux-ci se laissent plutôt guider par l'odorat. D'autre part, Lubbock, Perez, Andraea, Giltay, J. Wery ont conclu de leurs expériences que les organes colorés jouent un rôle important dans l'attractivité des fleurs.]

(3) Nägeli, *Entstehung und Begriff der naturhistorischen Art*, 1865, p. 23, cité par Darwin. — Huber, cité par Delpino, *Loc. cit.*, XVII, p. 183.

(4) Kerner, *Schutzmittel der Blüthen gegen unberufene Gäste*, p. 246.

économie et, ensuite, pour ne pas attirer de convives inutiles.

Il nous paraît fort probable que le parfum agisse plus puissamment sur la plupart des Insectes, que l'éclat des fleurs. On sait que le sens de l'odorat est beaucoup plus développé chez les Abeilles que chez nous; leur vue est, au contraire, inférieure à la nôtre (1). De toutes les Crucifères indigènes, la Cardamine des prés est, selon H. MÜLLER, la plus visitée par les Insectes : et c'est elle aussi qui a les inflorescences les plus voyantes. Mais elle ne répand aucune odeur, et une espèce cultivée, le Cresson alénois *(Lepidium sativum)*, avec ses petites fleurs très odoriférantes, la surpasse encore par le nombre des Insectes qui y butinent (2). De notre côté, nous avons plusieurs fois observé un parterre de Pélargoniums (*vulgo :* Géraniums) tout couvert de fleurs très voyantes, roses et rouges, et entouré d'une bordure d'Héliotropes dont la teinte, comme on sait, n'est pas fort apparente. Les deux espèces ne contiennent que peu de nectar. Et cependant les Héliotropes sont extrêmement visités par une foule de Papillons et d'Hyménoptères, tandis que les Pélargoniums n'ont pour hôtes qu'un petit nombre de Papillons (3). La conclusion à tirer de ces faits et d'autres analogues semble assez évidente : pour allécher les Insectes, l'odeur a plus d'action que l'apparence. Toutefois, on pourrait objecter que la saveur du nectar et la forme du nectaire, lesquelles varient d'une espèce à l'autre, doivent également peser sur les préférences des Insectes. Puis, ce que nous trouvons voyant

(1) Sur ce dernier point, voir DELPINO, *Loc. cit.*, XVI, p. 159, note.

(2) H. MÜLLER, *Op. cit.*, p. 135, note.

(3) Quelques Rhopalocères ainsi que le *Macroglossa stellatarum*. Ce dernier a une trompe de 28 millimètres.

peut ne pas faire la même impression sur une Abeille, et vice versa : il ne faut pas oublier, en effet, que le rouge le plus écarlate paraît terne aux yeux de certaines personnes, les daltoniens.

Une question curieuse est de savoir si les Insectes éprouvent du plaisir rien qu'à regarder certaines couleurs et à respirer certains parfums. DELPINO pense que oui et nous partageons sa manière de voir. La question est cependant très délicate. Il ne suffit pas, pour la résoudre, qu'un Insecte aille, soit de préférence, soit même exclusivement, à des fleurs d'une teinte ou d'une odeur déterminées; car il est vraisemblable que ces caractères ne sont pas sans relation avec le goût du nectar : dès lors, la préférence des Insectes pourrait fort bien se rapporter au mets auquel le parfum et la couleur servent, en quelque sorte, d'enseigne. Notre opinion se fonde plutôt sur le fait bien avéré qu'il y a des odeurs antipathiques à certains Insectes, — ce qui porte à admettre qu'il y en a de sympathiques. On voit assez souvent aussi des Insectes rester comme en admiration devant l'une ou l'autre fleur, pendant quelque temps, avant d'y aborder, ou même repartir sans s'être posés sur elle : c'est ce que H. MÜLLER a vu faire à un Diptère (*Syrphus balteatus* Deg.) devant les épis de *Verbascum nigrum* (1), et c'est ce que nous avons observé, à diverses reprises, en particulier devant le parterre de Pélargoniums et d'Héliotropes, dont nous parlions tantôt (2). Enfin, si l'on se place au point de vue de la théorie de la sélection sexuelle, l'existence

(1) H. MÜLLER, *Op. cit.*, p. 278, note. L'auteur dit expressément que le *Syrphus* paraissait « se repaître de la contemplation de ces fleurs » (anscheinend sich am Anblicke derselben weidend).

[(2) Selon DELPINO, les Insectes agissent ainsi pour s'assurer s'il n'y a pas d'Araignées dans les fleurs où ils veulent se poser (*Annuario scientifico ed industriale* pour 1879, p. 37).]

des caractères sexuels secondaires fournit un argument très sérieux, puisqu'ils indiquent les préférences de la part des Insectes pour certaines nuances et certains parfums. Il y aurait encore beaucoup à dire sur ce problème d'esthétique animale, mais nous avons seulement voulu le poser dans ce que nous croyons être ses véritables termes. En somme, il est très probable que bon nombre d'Insectes ont atteint un degré d'évolution intellectuelle assez élevé pour que, chez eux, la notion du beau soit devenue distincte et, jusqu'à un certain point, indépendante de celle de l'utile.

Quoi qu'il en soit, ce qui est parfaitement établi, c'est que les couleurs et les odeurs contribuent à assurer et à faciliter les visites des Insectes. Elles sont donc avantageuses aux végétaux et cela suffit à nous expliquer leur genèse par la sélection inconsciente que les Insectes exercent.

Organes d'appui, etc. — Pour terminer ce que nous avons à dire des caractères entomophiliques des plantes, il nous reste à rappeler que de nombreux organes servent aux Insectes à aborder plus facilement sur la fleur, à s'appuyer pendant qu'ils sucent le nectar ou qu'ils rassemblent le pollen, bref, à rendre leurs visites plus rapides et plus commodes. La forme labiée et la forme papilionacée constituent des appareils bien connus dont la partie inférieure (lèvre inférieure, ailes et carène) sert de surface d'appui aux Insectes fécondateurs. Des organes scabres ou poilus peuvent remplir une fonction analogue, et l'on trouvera, chez Delpino, de longs détails à ce sujet (1). Nous pensons cepen-

(1) Delpino, *Loc. cit*, XVI, pp. 224-231 et 263-265.

dant qu'il s'est parfois exagéré l'importance de cette fonction (1).

§ 8

Particularités qui amènent le croisement ou caractères allogamiques

Les Insectes sont portés à visiter les fleurs par les dispositions dont nous venons de donner un aperçu. Plus on observe la nature, plus on se persuade de l'attrait énergique qu'elles exercent sur eux. Mais il ne suffit pas au végétal que les Insectes accourent de toutes parts; il faut encore que, grâce à sa structure, ils transportent involontairement les grains de pollen aux stigmates, et surtout aux stigmates d'autres fleurs de la même espèce. C'est à cela que tend toute une nouvelle série de dispositions, inépuisables dans leur variété, dont nous n'allons esquisser que les principales.

Pollen et stigmate. — Chez les plantes anémophiles, les stigmates sont en général amples et plumeux et, comme le remarque Axell, développés surtout dans un plan vertical : ce qui multiplie leurs chances de récolter quelques grains de pollen emportés par le vent. Le pollen lui-même quitte spontanément les anthères (2); il est pulvérulent et presque parfaitement sphérique. — Il en est tout autrement chez les plantes entomophiles. Les stigmates, n'ayant pas à recueillir du pollen qui voltige dans l'atmosphère, sont réduits

(1) Voyez plus loin : *Appendice sur les Pentastemon*, au paragraphe : « Fonctions du staminode ».

(2) Delpino, *Loc. cit.*, XIII, p. 188. — Nous avons vérifié l'exactitude de cette remarque sur diverses espèces anémophiles.

au sommet du style ou, s'ils s'étendent davantage, c'est dans un plan horizontal (*Papaver, Nuphar,* etc.). Le pollen, de son côté, doit s'être graduellement adapté au transport par les Insectes. Aussi est-il toujours plus ou moins visqueux : il reste ordinairement adhérent aux anthères, d'où les Insectes le feront tomber sur eux. Ce n'est que dans des cas très rares qu'il est pulvérulent, et alors il est toujours renfermé dans les loges de façon à n'en sortir que sous l'influence d'un choc — du moins, tant que la fleur ne se flétrit pas — (*Erica, Calluna, Melampyrum, Euphrasia, Pedicularis, Borrago,* etc.). Ce choc, cela va sans dire, les Insectes ne manqueront pas de l'imprimer à chacune de leurs visites, et ils reçoivent alors une vraie douche de pollen. Le contour du pollen des entomophiles n'est pas non plus sphérique, comme chez les anémophiles : il est elliptique avec des sillons longitudinaux, ou bien hérissé de rugosités ou de pointes. Bennett a fait connaître, à cet égard, un cas remarquable. Toutes les Crucifères sont entomophiles et leur pollen est conformé en conséquence : seul parmi cette famille, le *Pringlea antiscorbutica* de la Terre de Kerguelen est anémophile. Il manque de corolle, il ne produit pas de nectar, son stigmate à longues papilles est très proéminent, et son pollen est aussi redevenu complètement sphérique (1).

Pollen prépotent (2). — Grâce à sa cohérence et à sa surface rugueuse, le pollen d'une fleur entomophile s'attache sans peine au corps des Insectes et, quand

(1) Alfred W. Bennett, *On the forms of pollen-grains in reference to the fertilisation of flowers* (*Nature*, X, pp. 433-434).

[(2) J. C. Willis, *On Cross and Self-Fertilisation, with special reference to Pollen Prepotency,* dans *Report of the British Association for the Advancement of Science,* 1895, p. 857.]

ceux-ci effleureront un stigmate visqueux, il s'y déposera facilement. Alors, de deux choses l'une : ou ce stigmate est celui d'une autre fleur de la même espèce, et l'allogamie se trouve effectuée ; ou c'est celui de la fleur même dont provenait le pollen, et nous avons une autogamie. De là à une autocarpie, il y a pourtant encore loin. En effet, chez quelques plantes, le pollen est tout à fait sans action sur le stigmate de la même fleur : alors l'autocarpie est radicalement impossible (plantes adynamandres) (1). En général cependant, l'autocarpie est possible ; mais cela ne prouve pas encore qu'elle se réalise dans le cas dont nous parlons. Quelque temps après avoir polliné un stigmate avec le pollen de la même fleur, si l'on y dépose du pollen d'un autre individu de la même espèce, celui-ci annulera l'action du premier et fécondera seul les ovules (2) : le pollen allogamique est prépotent sur le pollen autogamique. C'est ce que DARWIN a prouvé par ses expériences. De cette façon, quand un second Insecte apporte du pollen étranger un peu après la pollination autogamique, le croisement est encore assuré ; et nous savons qu'une même fleur est presque toujours visitée successivement par un grand nombre d'Insectes. Nous avons observé, par exemple, que chez le *Veronica longifolia* un Hyménoptère suce régulièrement de 35 à

(1) Voyez plus haut, pp. 56-57.

(2) DARWIN, *The Effects of Cross and Self-Fertilisation*, pp. 391-400. — S. AXELL avait, avec perspicacité, déduit déjà cette conclusion en 1869 ; il dit, en effet (*Op. cit.*, p. 85) : « Vi anse oss således på grund af det ofven anförde berättigade till den slutsatsen, att fremmande pollen är praepotent framför eget, då de badå samtidigt eller med en mindre tidsskilnad öfverföras på märket. » (Nous sommes donc autorisés par ce qui précède à conclure que le pollen étranger est prépotent sur celui de la fleur même, lorsque tous deux sont déposés en même temps ou à peu d'intervalle sur le stigmate.) — On a peine à s'empêcher de voir, dans le phénomène de la prépotence, quelque chose d'analogue à une substitution chimique.

40 fleurs par minute; ce qui permet de se faire une idée du chiffre énorme des visites que les Insectes font en un jour et, par conséquent, du nombre considérable d'hôtes que devra recevoir une même corolle (1). [Les effets combinés de la prépotence du pollen étranger et de l'autogamie succédanée (voyez p. 79) expliquent l'hermaphroditisme de la plupart des fleurs : l'hermaphroditisme a généralement pour effet de procurer l'autogamie comme pis aller et la prépotence du pollen étranger permet à l'allogamie d'intervenir chaque fois que cela est possible.] La prépotence du pollen allogamique est donc une particularité de la plus haute importance dans la fécondation des plantes.

Un fait qui facilite aussi beaucoup l'allogamie, c'est que chez la grande majorité des fleurs, le pollen n'émet pas ses tubes tant qu'il reste renfermé dans les anthères.

La durée de la floraison, les changements dans la direction des pédoncules, les mouvements des différentes parties de la fleur sont autant de phénomènes physiologiques qui influent encore sur l'allogamie. Mais, comme on ne peut bien les comprendre que dans leur rapport avec toute la structure florale, nous nous contenterons d'en parler à propos de celle-ci.

Aperçu des principales structures florales. — L'appareil floral, dans son ensemble, affecte les dispositions les plus variées, à la fois par la manière dont ses parties se trouvent groupées et se développent l'une après l'autre, par les divers modes de répartition des sexes, par le fait que toutes les fleurs d'une espèce

(1) Cf. Darwin, *The Effects of Cross and Self-Fertilisation*, p. 425

peuvent être semblables entre elles ou qu'il y en a de plusieurs formes, etc.

Toute cette morphologie florale gravite en somme autour d'un fait essentiel qui en est comme le centre : la pollination du stigmate et, plus spécialement, l'allogamie. On peut presque dire que tout, dans la fleur, est préparatoire à ce phénomène capital ou en résulte.

On ne s'attend pas à nous voir décrire ici toutes les structures des fleurs, tantôt simples, tantôt merveilleusement complexes, que les travaux récents ont mises en lumière. Plusieurs volumes n'y suffiraient pas. Nous devons nous borner à un coup d'œil sur cette morphologie florale qui, grâce à l'influence prépondérante des recherches de DARWIN, se présente aujourd'hui aux botanistes sous un jour si nouveau. Nous examinerons de préférence ce qui concerne les rapports réciproques des organes sexuels et les cas où plusieurs sortes de fleurs existent chez une même espèce : c'est, en effet, dans ces cas que rentre *l'hétérostylie,* dont la deuxième et la troisième partie de cette notice s'occupent exclusivement (1). Les quelques exemples que nous donnons sont pris dans nos propres observations, ou, à leur défaut, dans celles d'autres

(1) Notre groupement des divers cas où plusieurs formes de fleurs existent chez la même espèce, était déjà terminé depuis quelque temps et avait même été exposé par nous, à une séance du Cercle des Jeunes Botanistes (séance du 29 juillet 1877), quand nous eûmes connaissance d'un article de DELPINO dans le *Nuovo giornale botanico* (avril 1876) et du livre de DARWIN, *The different Forms of Flowers on Plants of the same Species,* qui venait de paraître Nous avons été fort heureux de voir que l'illustre naturaliste anglais signalait précisément, dans le corps de l'ouvrage et dans l'introduction, quelques-uns des cas que nous avions classés. Pour les groupes qu'il a établis, nous nous sommes empressés d'adopter sa terminologie. Pour les autres, nous nous hasardons à proposer quelques noms nouveaux : ils paraissent utiles à cause des confusions qu'a amenées l'emploi d'un même terme pour désigner des phénomènes très dissemblables, ainsi que nous le ferons voir plus loin.

auteurs, ce qui sera, du reste, toujours expressément mentionné. Nous renvoyons le lecteur, qui voudrait approfondir ce sujet si intéressant, aux ouvrages spéciaux où un grand nombre de structures florales sont expliquées et figurées : SACHS, dans son *Traité,* en indique quelques-unes; mais c'est surtout dans l'*Entdeckte Geheimniss der Natur* de SPRENGEL, qu'on doit les étudier, et mieux encore, dans le volume de DARWIN sur les Orchidées, dans les œuvres de HILDEBRAND et DELPINO, dans le livre de H. MÜLLER, dans les notes de FRITZ MÜLLER publiées par la *Botanische Zeitung* (1) et dans une foule de mémoires disséminés.

Tous les individus qui composent une espèce peuvent être semblables entre eux, quant à la structure de leurs fleurs, ou bien il peut, à cet égard, y en avoir normalement de plusieurs sortes. (Nous insistons sur le mot « normalement », car, ici et dans tout ce qui suit, il est bien entendu que les faits exceptionnels ou tératologiques n'entrent pas en ligne de compte.) Dans le premier cas, nous dirons que c'est une espèce à *individus monomorphes;* dans le second, à *individus pléomorphes* (2). Chez les espèces monomorphes, toutes les fleurs peuvent être semblables (*individus monomorphes à fleurs monomorphes*), ou bien il peut y avoir sur le même individu plusieurs sortes de fleurs de structure différente (*individus monomorphes à fleurs pléomorphes*).

I. INDIVIDUS MONOMORPHES. — 1. FLEURS MONOMORPHES. — Parlons d'abord de la première catégorie. Ici toutes les fleurs sont semblables : elles sont donc,

[(1) Surtout dans P. KNUTH, *Loc. cit.*]

(2) Nous choisissons ce mot, pour éviter *polymorphe*, qui a déjà un emploi précis en botanique, dans le sens de « variable ».

de toute nécessité, hermaphrodites. Mais au point de vue de la fécondation, on peut distinguer plusieurs cas. Une fleur hermaphrodite est *cléistogame* ou *chasmogame*. Nous avons déjà dit que l'on ne connaît aucun exemple bien certain d'une espèce à fleurs toujours toutes cléistogames. Parmi les fleurs chasmogames, les unes sont construites de façon que le pollen puisse tomber sur le stigmate sans l'intervention d'aucun agent externe : il y a, chez elles, *autogamie directe;* chez d'autres, au contraire, le pollen ne parvient pas sur le stigmate sans intermédiaire : l'autogamie directe est impossible. Parmi les fleurs chez lesquelles il y a autogamie, il convient de distinguer celles où l'autogamie est efficace de celles où aucune fécondation ne s'ensuit. Il y a *autocarpie* chez les premières et non chez les secondes.

Le premier de ces deux groupes comprend donc des plantes qui peuvent se féconder sans Insectes, quoique l'accès des Insectes ne soit nullement interdit. Au contraire, le plus souvent, par l'effet de la structure florale et de la prépotence du pollen, l'autocarpie n'intervient que d'une façon succédanée. Bon nombre de plantes se rangent dans cette catégorie : parmi celles que nous avons observées, nous citerons le *Muscari botryoides* L. et le *Linaria striata* DC.

Dans le *Muscari*, les étamines entourent le stigmate de telle sorte qu'elles ne peuvent manquer de le couvrir de pollen : toutefois, l'expérience doit encore prouver si cette autogamie inévitable amène la fécondation.

Le *Linaria striata* a les fleurs réunies en épis lâches. La corolle blanchâtre et veinée de violet est personée. La lèvre supérieure, avec ses deux divisions redressées, contribue beaucoup à rendre les petites fleurs un peu voyantes : elle sert d'étendard. La lèvre inférieure est

trilobée et ferme d'une manière complète, au moyen de son insertion voûtée, l'entrée de la corolle. La voûte qu'elle forme est couverte, tout alentour, de poils violacés qui empêchent les Insectes d'insinuer leur trompe par les côtés, et elle est striée de deux lignes jaunes. Ces lignes, conduisant vers le tube corollaire, fonctionnent comme nectarosèmes. A la partie antérieure de la surface interne du tube, deux rangées de poils jaunes limitent entre elles une sorte de rigole qui guide une trompe d'Insecte vers le nectar ; celui-ci se rassemble dans l'éperon long de 2 à 3 millimètres. Les organes sexuels se trouvent dans le tube de la corolle, à l'abri de la pluie et des hôtes inutiles; le stigmate est placé entre les deux paires d'étamines didynames. La base renflée et poilue des deux étamines longues contribue encore à obstruer partiellement l'entrée de l'éperon, déjà protégée par le grand rétrécissement du tube corollaire à ce niveau. Le nectar n'est donc accessible qu'à des Insectes munis d'une trompe. — La plante que nous avons examinée, et qui était cultivée dans un jardin près de Bruxelles, était abondamment visitée par des Hyménoptères de taille moyenne ou petite. Parfois, nous les avons observés se conduisant d'une façon très adroite : ils s'accrochent par leurs six pattes à la lèvre inférieure, leur poids force la corolle à s'entrebâiller, ils insinuent leur tête, allongent leur trompe et sucent le nectar. Ils ne peuvent alors manquer de toucher, avec leur tête, les organes sexuels et d'effectuer aussi bien la pollination allogamique que l'autogamie. C'est ce que nous avons vu faire à quelques Abeilles et surtout à des Guêpes. Mais dans la grande majorité des cas, ce n'est pas de cette manière que les Hyménoptères atteignent le nectar du *Linaria striata* : ils se contentent d'introduire leur trompe par un trou

fait à la partie antérieure ou, rarement, à la partie latérale de l'éperon. Ce vol avec effraction, ils le pratiquent sur une si grande échelle que nous n'avons guère trouvé de fleur épanouie qui n'eût l'éperon percé. Nous avons vu sucer ainsi des Apides, et, plus encore, des Sphégides. Mais quel était l'auteur des trous? D'après Darwin et H. Müller, ce seraient toujours les Bourdons (*Bombus*) ou les Abeilles (*Apis*) qui se rendraient coupables de ce méfait (1). Cependant, *nous avons positivement vu un autre Hyménoptère* (probablement un *Crabro*) *faire, avec ses mandibules, un trou dans l'éperon du Linaria striata.* — Cette habitude des Insectes est évidemment très nuisible à la plante, puisqu'ils la privent de nectar sans la polliner (2). Il est vrai que la position des organes sexuels rend inévitable la chute directe du pollen des étamines longues sur le stigmate; mais il est probable que son action fécondante est incomplète, car, chez la plante observée, une très faible proportion des fleurs produisit des capsules. Le *Linaria striata* serait donc, comme beaucoup d'autres espèces, intermédiaire entre le groupe des fleurs autogamiques-autocarpiques et le groupe suivant.

Nous arrivons, en effet, aux plantes où il y a autogamie directe sans la moindre autocarpie : elles sont par conséquent du nombre des *adynamandres*. Il est clair que l'adynamandrie ne peut être reconnue que par l'expérimentation : c'est un caractère purement physiologique. Nous avons énuméré plus haut quelques

(1) Darwin, *The Effects of Cross*, etc., p. 427.

(2) Voici les noms des Insectes capturés sur cette plante; leur détermination a été faite par notre ami M. H. Donckier : *Apis mellifica* L.; *Vespa vulgaris* Fabr., fréquent; *Hylaeus (Prosopis) annulatus* Latr., très fréquent; *Crabro sp.*; *Cerceris nasuta* Dahlb. (= *interrupta* Shuck. Lep.); en outre, un *Cetonia stictica* et plusieurs *Meligethes*. Seuls les deux premiers suçaient parfois le nectar par la voie normale.

plantes adynamandres (1), mais toutes ne nous concernent pas ici, parce que, chez plusieurs, il n'y a pas autogamie directe. L'exemple, par excellence, des plantes autogamiques-adynamandres est le *Corydalis cava* si bien étudié par HILDEBRAND (2) : il n'est guère de plante chez laquelle les avantages du croisement apparaissent d'une manière plus frappante (3).

Après ces fleurs dont le pollen tombe directement et sans peine sur le stigmate, viennent celles où l'autogamie directe est impossible, ou au moins singulièrement difficile. L'obstacle résulte de ce que les anthères et les stigmates mûrs de la même fleur restent séparés dans l'espace (*fleurs hercogames*), ou éloignés l'un de l'autre dans le temps (*fleurs dichogames*).

AXELL a proposé le nom d'*hercogames* (4) pour les fleurs hermaphrodites dont les deux sexes sont adultes en même temps, mais chez lesquelles des dispositions mécaniques empêchent l'autogamie. L'hercogamie présente bien des degrés, depuis les fleurs où la pollination autogamique n'est que peu probable, jusqu'à celles où elle est rendue absolument impossible. Aussi DELPINO distingue-t-il les *hercogames absolues*, les *hercogames contingentes*, les *hémi-hercogames* et les *hercogames obscures* (5). D'une façon générale, on peut dire que l'hercogamie a deux caractères : 1° le pollen ne parvient guère ou pas du tout au stigmate, si on empêche l'accès de tout agent extérieur; 2° la fleur a

(1) Voyez pp. 56-57.

(2) HILDEBRAND, *Geschlechter-Vertheilung*, pp. 66-68.

[(3) Dans l'*Annuario scientifico ed industriale* pour 1878, DELPINO rappelle l'adynamandrie : 1° de quelques Phéosporées (*Ectocarpus* sec. C. GÖBEL) et de quelques autres Algues : *Ulothrix zonata* (DODEL) et *Acetabularia mediterranea* (STRASBURGER); chez les premières les éléments sexuels du même sporange se repoussent; 2° du Seigle qui est très adynamandre (G. RIMPAU).]

(4) De ἔρκος, obstacle. AXELL, *Om anordningarna*, etc., 1869, p. 40.

(5) DELPINO, *Loc. cit.*, XVI, pp. 332-333.

une structure telle qu'un Insecte (ou un Oiseau), en la visitant, y touche inévitablement le stigmate avant de s'y couvrir de pollen : disposition qui assure le croisement.

Une des structures hercogamiques les plus simples et les plus fréquentes consiste en un style plus long que les étamines. Il n'est pas rare que, dans ce cas, la fleur soit penchée, ce qui lui est très avantageux : de la sorte, vers la fin de la floraison, lorsque le pollen cesse d'adhérer aux anthères, il peut en tomber un peu sur le stigmate et l'on a alors une autogamie succédanée. Mais, pendant la majeure partie de la floraison, la viscosité des grains de pollen est bien assez forte pour qu'ils ne se détachent pas des anthères, sinon sous l'influence d'un frottement, comme en occasionne la trompe ou le corps velu d'un Insecte. Il serait, du reste, très inexact de dire que les fleurs dont le pistil dépasse les anthères sont toutes plus ou moins penchées; il suffit, pour se persuader du contraire, d'examiner les corolles rigoureusement verticales du *Gentiana germanica* ou du *Gentiana acaulis*.

D'après Bureau, le style dépasse les étamines chez la plupart des Bignoniacées (1). Nous voyons donc cette disposition, si favorable à l'allogamie, se reproduire chez presque tous les membres de cette grande famille, qui, d'ailleurs, offre encore une foule d'autres adaptations remarquables: telles sont la dichogamie, la métamorphose de l'une de ses étamines, des appendices aux filets staminaux, des graines ailées, des tiges grimpantes, etc.

Comme exemples de fleurs hercogames à un degré plus ou moins marqué, nous citerons le *Tritoma Uvaria* et l'*Hedychium coronarium*.

(1) *Monographie des Bignoniacées*, p. 188.

La structure des magnifiques fleurs du *Tritoma Uvaria* Gawl. (Liliacées) n'est pas bien compliquée. Réunies en un épi gigantesque pyramidé, et inclinées vers le bas, elles ont un périanthe en forme de long tube, plus ou moins cylindrique, de 4-5 millimètres de diamètre et de 35-40 millimètres de long. Six dents triangulaires le terminent à son extrémité libre. A l'état de bouton, les fleurs sont d'un rouge éclatant; elles deviennent très rapidement d'un beau jaune, lors de l'anthèse. Ce changement de couleur semble avoir la double fonction de rendre les inflorescences plus voyantes et de faire reconnaître aux Insectes les fleurs ouvertes, susceptibles d'être visitées : ils gagnent ainsi du temps et peuvent exécuter un plus grand nombre de fécondations dans le même nombre de minutes. Les six étamines, un peu inégales, ont leurs anthères exsertes lors de leur déhiscence. Le style, d'abord plus court que les étamines les plus grandes, ne tarde pas à devenir sensiblement plus long qu'elles. Son stigmate indivis finit même par dépasser de 15 millimètres la corolle. A la fin de la floraison, les anthères se flétrissent et, par un curieux raccourcissement du filet staminal qui se ploie en sinusoïde, elles sont ramenées au niveau des dents du périanthe. Quant au nectar, il paraît sécrété par la base commune du périanthe et de l'ovaire et se rassemble en grosses gouttes, vers le fond du tube floral; ces gouttes restent là, sans s'écouler, par suite sans doute des attractions moléculaires qui maintiennent aussi un peu d'eau suspendue aux objets qu'on a mouillés. Le nectar est protégé contre la pluie par la position réclinée de la corolle, comme nous l'avons reconnu expérimentalement. Si l'on se représente la structure de cette fleur, on comprendra qu'un Insecte, en venant sucer le nectar, touche en général le stig-

mate avant les anthères et opère l'allogamie, pour peu que du pollen, provenant d'une fleur antérieurement visitée, ait adhéré à son corps. La longueur et l'étroitesse relative du tube floral font penser que, dans sa patrie, ce *Tritoma* a peut-être pour fécondateurs principaux des Papillons.

Comme les fleurs sont dirigées obliquement, le stigmate n'est pas dans la ligne de chute du pollen et l'autogamie directe n'est guère possible ; mais le pollen peut assez bien tomber sur les stigmates de fleurs du même épi, situées plus bas, et effectuer la gitonogamie sans le secours d'Insectes (1).

Dans les jardins des environs de Bruxelles, nous n'avons vu que peu d'Insectes visiter cette plante. Aussi produit-elle peu de capsules (une capsule pour plus de vingt fleurs) et, comme il n'y en a jamais dans tout le haut de l'épi, il n'est pas impossible qu'elles soient le résultat de la gitonocarpie (2). Ces capsules ne contiennent chacune que peu de bonnes graines : de 0 à 6 au maximum, et ordinairement de 2 à 4. Quand l'ovaire noue, le pédoncule se relève graduellement, de sorte que le fruit est redressé bien que la fleur soit pendante.

Chez l'*Hedychium coronarium* Willd., des montagnes de l'Inde, comme chez la plupart des autres Zingibéracées (3), la belle fleur odorante a ceci de remarquable,

(1) Nous étions donc trop absolus lorsque nous disions (p. 51) que l'allogamie est *toujours* réalisée grâce à une intervention étrangère.

(2) La grande influence des Insectes sur la fécondité de cette espèce est confirmée par le fait suivant. A Paris, l'un de nous a vu le *Tritoma Uvaria* visité à profusion par une espèce d'Hyménoptères qui, probablement, ne trouvait à ce moment rien de mieux pour y butiner ou pour y récolter du pollen ; aussi 90 o/o environ des fleurs fructifiaient-elles, au lieu de 5 o/o à peine comme on le voit près de Bruxelles.

(3) Cf. DELPINO, *Loc. cit.*, XVI, p. 335.

que l'étamine fertile forme une gaine autour du style qui la dépasse. L'autogamie est donc impossible et un Insecte ne peut manquer de toucher le stigmate avant l'anthère. Le style est si long — soit dit en passant — que les tubes polliniques ont un trajet de 11 à 12 centimètres à parcourir pour atteindre les ovules !

Mais les adaptations, à coup sûr intéressantes, des espèces que nous venons de citer, ne sont rien à côté des structures merveilleusement complexes de certaines autres hercogames : telles le *Pedicularis sylvatica*, dont H. Müller a donné une description si approfondie, les Orchidées que Darwin nous a si bien fait connaître, et quantité d'autres plantes qu'il serait trop long d'énumérer.

Après les fleurs hercogames, nous arrivons à celles dont les organes mâles et femelles ne sont pas, en même temps, aptes à la fécondation : C. K. Sprengel les a nommées *dichogames*, par opposition aux autres fleurs hermaphrodites qu'il appelle *homogames*. Comme l'hercogamie absolue, la dichogamie, lorsqu'elle est très prononcée, donne lieu à ce phénomène étrange et remarquable de fleurs morphologiquement, mais non physiologiquement hermaphrodites. La dichogamie, on le comprend, favorise beaucoup la pollination allogamique et elle est fort répandue dans la nature. Elle se retrouve chez les prothalles des Fougères et jusque chez les Algues inférieures et, parmi les Phanérogames, elle existe, par exemple, chez presque toutes les Ombellifères et les Composées ; or, l'on sait que cette dernière famille représente, à elle seule, environ le dixième de toutes les Phanérogames de l'époque actuelle.

Chez certaines dichogames, les organes mâles sont développés avant les organes femelles (fleurs *protérandres* ou *protérandriques*) ; chez d'autres, après (fleurs

protérogynes ou *protérogyniques*). Mais, entre les dichogames les plus accentuées et les homogames où le stigmate est nubile au moment précis de la déhiscence des anthères, il y a une foule de transitions insensibles. On peut former une série continue ayant, à une extrémité, les protérogyniques absolues, comme le *Parietaria*, dont le pistil se désarticule avant la maturité des anthères; au milieu, les homogames; et, à l'autre extrémité, les protérandriques absolues, comme l'*Impatiens*, chez qui le style, avant d'être fécondable, fait lui-même tomber les étamines.

Reconnue déjà par PONTEDERA et LINNÉ, la dichogamie fut étudiée ensuite par KÖLREUTER et surtout par SPRENGEL; puis, après un demi-siècle d'oubli, elle a de nouveau, dans les dernières années et sous l'impulsion des travaux de DARWIN, fait l'objet de recherches variées et intéressantes. Les deux premiers botanistes se sont bornés à la constater, les deux suivants ont vu qu'elle amenait la fécondation d'une fleur par le pollen d'une autre, mais c'est seulement depuis que les avantages de l'allogamie sont bien établis, que l'on comprend son utilité pour le végétal et, partant, sa genèse par sélection naturelle.

La dichogamie, nous l'avons dit, consiste en ce que l'un des deux sexes d'une fleur hermaphrodite devance l'autre dans son développement. Les organes du sexe qui est adulte le premier peuvent être, ou non, fanés lorsque les organes de l'autre sexe deviennent mûrs. Dans le premier cas, l'autogamie est impossible; dans le second, elle peut intervenir d'une façon succédanée et en quelque sorte « posthume », suivant une expression de DELPINO. De là, les subdivisions établies par le savant italien, subdivisions ingénieuses mais souvent difficiles à appliquer. DELPINO distingue,

parmi les protérandriques, les *brachybiostémones* (c'est-à-dire : à étamines non persistantes), dont les anthères sont déjà flétries lorsque les stigmates de la même fleur deviennent nubiles; et les *macrobiostémones* (à étamines persistantes), dont les anthères existent encore lorsque les stigmates deviennent nubiles. Parmi les protérogynes, il distingue de même les *brachybiostigmatiques* et les *macrobiostigmatiques*, selon que les stigmates sont ou ne sont pas flétris, quand commence la déhiscence des anthères.

On pourrait croire que les fleurs protérandriques, même brachybiostémones, n'excluent pas tout à fait l'autogamie et que du pollen, tombé sur la surface stigmatique non nubile, y persiste et opère la fécondation quand elle devient adulte. Eh bien, ce serait là une erreur : HILDEBRAND a établi expérimentalement qu'il ne s'effectue aucune fécondation dans ces circonstances (1). — On conçoit que, si la dichogamie est très prononcée, les toutes premières et les toutes dernières fleurs qu'une espèce produit dans une localité, ont toujours l'un de leurs sexes sans emploi. Chez les protérandres, les toutes premières étamines ne trouvent encore rien à féconder, et les derniers stigmates plus rien qui les féconde; chez les protérogynes, l'inverse a lieu. Aussi prévoit-on que les premières et les dernières fleurs d'une espèce dichogame doivent tendre à devenir, soit unisexuées, soit homogames; et c'est, en effet, ce que l'on observe dans bien des cas (2).

(1) HILDEBRAND, *Experimente zur Dichogamie und zum Dimorphismus*, dans *Botanische Zeitung*, 1865, nº 1.

(2) Au sujet des fleurs unisexuées, on peut consulter : HILDEBRAND, *Geschlechter-Vertheilung*, pp. 23-26, et H. MÜLLER, *Die Befruchtung*, etc., p. 106 *(Myrrhis)*, etc.; au sujet des fleurs homogames, AXELL, *Om anordningarna*, etc., p. 36 *(Geranium sylvaticum)*. L'*Anemone alpina* a aussi des fleurs mâles, à côté de ses fleurs hermaphrodites protérogynes (RICCA, *Atti della Società Italiana delle Scienze naturali*, XIV, p. 246).

Il nous reste à donner quelques exemples de plantes protérandriques et de plantes protérogyniques. Les premières sont, pour la plupart, entomophiles; les secondes, pour la plupart, anémophiles : nous n'entrerons pas ici dans la discussion des causes de cette coïncidence (1).

Parmi les innombrables espèces protérandriques, nous citerons le *Teucrium Scorodonia,* le *T. hyrcanicum,* le *Plectranthus fruticosus,* le *Coleus Blumei,* le *Monarda ciliata,* le *Geranium phaeum,* les *Pentastemon gentianoides* et *Hartwegi,* le *Lobelia Dortmanna,* l'*Allium fistulosum,* le *Gladiolus gandavensis* et un *Yucca,* toutes plantes que nous avons eu occasion d'observer.

Il est difficile de trouver un plus bel exemple de protérandrie que la Germandrée commune (*Teucrium Scorodonia* L.) et l'examen d'un épi de cette plante est des plus instructifs (2). Dans une fleur qui vient de s'ouvrir, les quatre étamines sont inclinées en avant : un Insecte, en suçant le nectar, doit forcément les toucher et se couvrir le dos de pollen. Or, à ce moment, les deux stigmates, à peine entr'ouverts, se trouvent relégués derrière les filets staminaux, loin de tout contact. Prenons au contraire une fleur plus âgée. Le style s'est courbé en avant et présente ses deux stigmates, désormais bien étalés, *à la place même où se trouvaient tantôt les anthères,* tandis que celles-ci ne sauraient plus être touchées par un Insecte en quête de nectar : elles sont rejetées complètement en arrière,

(1) L'explication proposée par Axell (*Op. cit.*, pp. 56 et 63) ne saurait, en aucun cas, être admise sans restrictions, comme H. Müller (*Die Befruchtung*, etc., pp. 18 et 282) et Delpino (*Loc. cit.*, XVI, pp. 323-324) l'ont déjà remarqué avec raison.

(2) Delpino, *Ulteriori osservazioni e considerazioni*, etc., dans *Atti della Società Italiana delle Scienze naturali*, 1869, XII, p. 100; — Ogle, *Popular Science Review*, janvier 1870, pp. 48-49; — H. Müller, *Die Befruchtung*, etc., pp. 306-307.

grâce à la place libre que leur laisse l'absence d'une lèvre supérieure proprement dite. Si un Insecte visite cette plante, — et c'est ce que nous avons vu arriver très souvent — il effleure donc exactement avec la même région de son corps, tantôt les anthères, tantôt les stigmates, et il féconde les fleurs plus âgées avec le pollen des fleurs plus jeunes.

H. Müller, en se demandant pourquoi ces corolles peu voyantes attirent tant d'Insectes, a négligé d'indiquer, semble-t-il, un caractère important : c'est le parfum intense qu'elles émettent et qui les signale, à une certaine distance, même à l'odorat peu sensible de l'Homme. La sympathie des Insectes pour cette plante est si grande qu'ils délaissent, à son profit, le Thym (*Thymus Serpyllum*), lorsqu'il fleurit à côté d'elle.

La structure d'un autre *Teucrium* que nous avons pu examiner, le *T. hyrcanicum* L. du Caucase, reproduit, dans tous ses traits principaux, celle du *T. Scorodonia*.

Le *Plectranthus fruticosus* L'Hérit., Labiée du Cap de Bonne-Espérance, offre précisément la structure du *Teucrium* renversée. Les organes sexuels sont situés plus bas que l'entrée du tube de la corolle et courbés de bas en haut, de sorte que l'Insecte les touche par sa face ventrale et non point par sa face dorsale. A cela près, les mouvements des étamines et du pistil et la protérandrie très marquée sont en tout analogues à ce qui se voit chez le *Teucrium*, ainsi que Hildebrand l'a déjà décrit (1).

Le *Coleus Blumei* Benth., dont nous ne pensons pas que la fécondation ait été étudiée jusqu'ici (2), polline

(1) Hildebrand, *Botanische Zeitung*, 1870, p. 657; cité par H. Müller.

(2) Seul, Delpino fait au genre *Coleus* une allusion de quelques mots (*Loc. cit.*, XVII, p. 330), qui ne paraissent même pas s'appliquer à l'espèce que nous avons en vue.

comme le *Plectranthus*, la face inférieure des Insectes. Mais là s'arrête l'analogie. La corolle du *Coleus Blumei* peut être comparée à une cuiller étroite et profonde formée par le pétale inférieur ; elle renferme les quatre étamines et le style, courbés de bas en haut. La protérandrie est très faible, mais comme les stigmates dépassent un peu les étamines, l'Insecte les touche d'abord, et s'il a l'abdomen déjà couvert de pollen, il ne peut manquer d'effectuer le croisement. Le tube de la corolle est court ; outre le grand pétale en forme de cuiller ou de carène, il y a une petite lèvre supérieure, formée par les quatre pétales restants.

Le *Monarda ciliata* (?) L. est une autre Labiée, originaire de l'Amérique du Nord. Ses fleurs violacées, ternes, très fortement odorantes, sont réunies en un large capitule terminal entouré de grandes bractées décolorées verdâtres : cette disposition rend les fleurs plus voyantes et permet aux Insectes la visite d'un grand nombre d'entre elles, en un court espace de temps. La corolle a la forme labiée bien accentuée. Elle est remarquable par la longueur et l'étroitesse de son tube : celui-ci, mesuré depuis son insertion jusqu'au point d'où naissent les deux lèvres, a de 17 à 18 millimètres de long. A sa partie supérieure, il offre 2 millimètres de diamètre, mais il se rétrécit graduellement et, dans sa moitié inférieure, il n'a pas plus de 1/2 millimètre de large ; il est donc encore plus mince que celui du *Lonicera Caprifolium*. Le nectar est sécrété par une écaille qui entoure les deux nucules antérieures, comme c'est le cas, d'ordinaire, chez les Labiées, et il s'élève, en petite quantité, à une certaine hauteur dans le tube de la corolle. La protérandrie est des plus accusées et rend l'autogamie impossible. Il n'y a, comme on sait, que deux

étamines (1); elles s'insèrent à la naissance de la lèvre inférieure et viennent s'appliquer contre la voûte formée par la lèvre supérieure. Pour y parvenir, leurs filets doivent traverser obliquement la gorge de la corolle et en rétrécissent encore l'entrée. Les anthères de ces étamines sont dithèques (2), extrêmement étroites (environ 1/4 de millimètre de large, sur 1 1/2 millimètre de long) et leur connectif est épais. En général, les anthères restent adhérentes l'une à l'autre, jusqu'à l'époque où elles se flétrissent. Dans le bouton, elles sont verticales et leurs deux demi-anthères ou thèques se trouvent superposées bout à bout; mais, dès que la fleur s'ouvre, une légère torsion s'opère à l'extrémité supérieure des filets staminaux et les anthères deviennent horizontales. Cette torsion a vraisemblablement pour effet de mettre tout le pollen, contenu dans les anthères, en contact avec le corps des Insectes fécondateurs. Quand les étamines sont ainsi développées, le style est encore court, inaccessible, et ses deux stigmates sont appliqués l'un contre l'autre. Plus tard, au contraire, les étamines, privées de leur pollen grâce aux visites des Insectes, se fanent : elles sont déjetées sur le côté ou en arrière, par leurs filets qui se recroquevillent en hélice, tandis que le style est parvenu à son plein développement. Il atteint le niveau occupé auparavant par les anthères, s'incurve

(1) On trouve, dans le tube de la corolle, les rudiments des deux étamines absentes, sous forme de deux faisceaux vasculaires qui se terminent chacun par un petit appendice situé un peu plus bas que l'insertion des étamines fertiles.

(2) On sait que l'expression si usitée : « *anthères biloculaires* », pour désigner les anthères de la plupart des Angiospermes, est on ne peut plus inexacte. Elles sont en réalité *quadriloculaires* et les loges (ou *sacs polliniques*) sont seulement réunies par paires en deux *demi-anthères* ou *thèques*. Aussi est-il très désirable de substituer aux expressions vicieuses *biloculaires* et *uniloculaires*, des termes tels que *dithèques* et *monothèques* que DE BARY a proposés.

en avant et présente, sur le chemin des Insectes, ses deux stigmates maintenant bien étalés : l'inférieur est allongé et se dirige en avant, le supérieur est très réduit. Ce dernier détail de structure, comme les autres, a pu être facilement acquis par la survivance des mieux adaptés. Car les Insectes, dans leurs visites, doivent toucher bien plus souvent le stigmate inférieur que le supérieur; celui-ci, à peu près inutile, a dû tendre à disparaître. — La protérandrie brachybiostémone du *Monarda* amène nécessairement la fécondation par le pollen des fleurs plus jeunes.

Il reste à signaler deux particularités. D'abord, la lèvre inférieure, très étroite, est terminée par un appendice linéaire de 3 millimètres de long qui se redresse à angle droit. Dans le bouton, il recouvre les étamines, de manière qu'au moment de l'anthèse on trouve souvent quelques grains de pollen à sa base. Mais ses fonctions nous ont échappé jusqu'ici : peut-être sert-il d'appui à l'Insecte qui puise du nectar? — Ensuite, le long tube de la corolle est tapissé intérieurement de poils, ne formant pas un anneau, mais disséminés à sa surface : ils contribuent à exclure les petits Insectes gênants (*Thrips*, etc.). Ces poils manquent seulement suivant une ligne longitudinale située, vers le devant, dans le tube. Il se constitue de la sorte une espèce de rigole, glabre, luisante, où adhèrent de minimes gouttelettes de nectar.

Nous sommes porté à croire que le *Monarda ciliata* s'est adapté, dans sa patrie, aux Lépidoptères nocturnes et crépusculaires. Si cette conjecture se vérifie, on aura là, croyons-nous, le premier exemple d'une Labiée vraiment « sphingophile », pour employer l'expression de Delpino. — Quoique cette plante soit exotique, elle est, dans les jardins où on la cultive, le rendez-

vous d'une énorme quantité d'Hyménoptères, de Diptères et de Papillons crépusculaires : sur un bel individu, nous n'avons pas observé moins de cinquante de ces Insectes à la fois. Ceux des deux premiers groupes ne peuvent sucer en général que les gouttelettes de nectar égarées dans la rigole dont nous venons de parler. Car, pour arriver au fond de la corolle, ils devraient avoir une trompe d'au moins 17 millimètres, et deux d'entre eux, capturés au hasard sur la plante, n'avaient que 9 millimètres et 10-11 millimètres respectivement. Grâce à la transparence du tube corollaire, on les voit, du reste, glisser leur trompe dans la rigole et ne point réussir à atteindre le fond nectarifère. Imparfaitement soutenus par la lèvre inférieure de la corolle qui est trop étroite pour eux, ils l'égratignent constamment avec leurs pattes et doivent faire des efforts si considérables que parfois leur abdomen est ramené, en demi-cercle, en bas et en avant, jusque tout près de leur tête. Les Lépidoptères, en revanche, peuvent parvenir sans peine au nectar. Les diurnes ne visitent pas la plante dont l'odeur est probablement trop forte; mais les nocturnes et les crépusculaires y abondent, la nuit aussi bien que le jour, comme nous avons pu le constater vers dix heures du soir (1). Parmi tous ces Insectes, il y en avait beaucoup qui, venant latéralement à la fleur, n'arrivaient point en contact avec les organes sexuels et n'opéraient aucune pollination. Cependant, comme l'autogamie n'est pas possible et que la plante observée par nous a donné de bonnes graines, nous en pouvons conclure avec certitude que plusieurs des Insectes y ont butiné de manière à la féconder.

(1) Lors de cette observation, faite à la lumière, nous y avons aussi vu pas mal de Forficules.

Chez une Labiée, il est très facile de se rendre compte du degré de fécondité atteint, puisque l'on sait que chaque fleur produit au maximum quatre graines. Nous avons donc fait le relevé des graines de trois capitules de notre *Monarda*. Le premier, de 108 fleurs, portait 162 bonnes graines, soit 37,5 % du nombre maximum de graines; le second, 400 bonnes graines pour 240 fleurs, soit 41,7 %; le troisième, 412 bonnes graines pour 258 fleurs, soit 40 %. En somme, environ deux bonnes graines sur quatre. Toutes ces graines sont dues à la gitonocarpie, la plante étudiée étant seule de son espèce dans le jardin où elle croît.

Pour en finir avec le *Monarda*, disons que le calice porte à sa gorge un anneau de poils violets. Ils sont d'abord courts et redressés contre la corolle; après la floraison, ils s'accroissent et forment un dôme au-dessus des nucules; quand celles-ci sont mûres, ils se relèvent de nouveau, se dessèchent et permettent la dissémination. Ils servent à protéger les nucules.

Nous avons constaté la protérandrie brachybiostémone chez le *Geranium phaeum* L. et la protérandrie macrobiostémone chez les *Pentastemon Hartwegi* Benth. et *gentianoides* G. Don. On trouvera plus loin les détails au sujet de ces dernières plantes, ainsi que la discussion des données de Delpino à leur égard (1).

Le *Lobelia Dortmanna* L., cet ornement de nos étangs campiniens, a des fleurs protérandriques dont la structure remarquable ressemble à celle de beaucoup de Composées et concorde en tout point avec ce que Hildebrand, Farrer et Delpino ont décrit chez d'autres Lobéliacées (2). Aucun de ces auteurs ne paraît

(1) Voyez *Appendice sur les Pentastemon*.

(2) Hildebrand, *Geschlechter-Vertheilung*, p. 65; — Farrer, *Annals and Magazine of Natural History, 4 series*, vol. 2, p. 260; — Delpino, *Ulteriori osservazioni*, etc., dans *Atti della Società Italiana delle Scienze naturali*, XII, p. 54.

cependant avoir observé notre Lobélia et les botanistes belges peuvent trouver dans cette plante un magnifique exemple de dispositions allogamiques; nous en dirons donc un mot.

Les cinq étamines, terminées par des bouquets de poils, sont soudées ensemble et forment un cylindre que traverse le style. Les anthères, qui sont introrses, s'ouvrent dans le bouton et répandent leur pollen à l'intérieur du cylindre, au-dessus du style, à une époque où celui-ci n'est pas encore nubile : ses deux stigmates, fortement appliqués l'un contre l'autre et protégés par un anneau de poils, ne peuvent pas recevoir la moindre trace de pollen. Grâce à l'accroissement graduel du style, le pollen est peu à peu balayé en avant tant par les stigmates, toujours hermétiquement clos, que par leur anneau de poils : il sort au haut du tube staminal. A ce moment, un Insecte, en visitant la fleur, se couvre forcément de pollen, sans qu'il y ait moyen qu'il rencontre le pistil. Mais bientôt le style, s'accroissant toujours, dépasse, lui aussi, le cylindre des étamines; ses deux stigmates s'étalent et exposent leur surface au contact des Insectes. Le résultat nécessaire de cet élégant mécanisme est la fécondation des fleurs plus âgées par le pollen des fleurs plus jeunes, et l'on peut prédire que, sans Insectes, le *Lobelia Dortmanna* ne donnerait probablement pas une seule graine.

Nous avons encore constaté la protérandrie de l'*Allium fistulosum* L., où Sprengel l'avait déjà reconnue. Les fleurs sont très apparentes à cause de leur couleur blanche et de leur réunion en grosses ombelles compactes; elles ont une odeur d'ail. La structure de cette Liliacée n'offre d'ailleurs rien de particulier et répond exactement à ce que H. Müller a décrit pour l'*Allium*

ursinum (1), si ce n'est que la dichogamie est, chez elle, plus complète. Nous y avons vu assez d'Insectes.

Au contraire, chez le Glaïeul qu'on cultive dans les jardins (*Gladiolus gandavensis* Hort.), la protérandrie est imparfaite. Le périanthe campaniforme est constitué par trois divisions externes, dont deux supérieures, grandes, et une inférieure, plus petite ; et par trois divisions internes, alternant avec les précédentes, dont une supérieure, grande, et deux inférieures, plus petites. Chez la variété que nous avons examinée, les trois divisions plus petites — une externe et deux internes — formant la moitié inférieure de la fleur, portent sur leur limbe rose des nervures rouges (nectarosèmes) qui convergent vers le fond nectarifère de la corolle et le signalent aux Insectes. Les trois autres divisions sont roses unies. Il y a trois étamines rapprochées, à anthères parallèles : leurs filets sont légèrement courbés et tournent leur concavité vers le bas. C'est aussi de ce côté que s'ouvrent les trois anthères extrorses : celle du milieu après les autres, mais toutes un peu avant la maturité des stigmates. Plus tard, le style, arqué comme les étamines, étale ses trois stigmates au-dessus d'elles sans les toucher. Si la fleur est visitée par les Insectes, l'allogamie doit donc avoir lieu. Mais, plus tard encore, une charmante disposition succédanée intervient : les stigmates s'entortillent sinueusement autour des anthères, et, si les Insectes n'ont pas déjà enlevé tout le pollen, l'autogamie s'opère. Ainsi se trouvent mises d'accord les observations de Treviranus, qui n'a tenu compte que de cet entortillement tardif des stigmates, et de Delpino, qui ne parle que de la protérandrie (2).

(1) H. Müller, *Op. cit.*, p. 63.

(2) Treviranus, *Über Dichogamie nach C. K. Sprengel und Ch. Darwin*, dans *Botanische Zeitung*, 1863, p. 6. — Delpino, *Loc. cit.*, XII, pp. 135-136.

Le *Yucca* que nous avons observé (espèce voisine du *Y. filamentosa*) est, lui aussi, faiblement protérandrique. Il offre de l'intérêt en ce qu'il démontre la fausseté de cette théorie, d'après laquelle toutes les fleurs pendantes auraient le pistil plus long que les étamines, « afin d'amener le pollen sur le stigmate » (1). Le *Yucca* a, en effet, les fleurs pendantes; il a le pistil plus long que les étamines; et, cependant, l'examen à l'aide d'une loupe montre que jamais il ne tombe, sur les stigmates, un seul grain de pollen. C'est que l'organe femelle occupe le centre de la fleur, tandis que les organes mâles sont arqués en dehors. — Et comme les Insectes nécessaires à la fécondation de cette plante n'existent pas chez nous (2), elle ne fructifie pas.

Nous arrivons aux fleurs *protérogynes*. Fréquentes parmi les anémophiles, elles sont, au contraire, peu nombreuses parmi les entomophiles. Comme exemples de plantes protérogynes adaptées à la fécondation par les Insectes, nous indiquerons le *Veronica longifolia,* le *Gagea spathacea* et le *Prunus Laurocerasus*.

Le *Veronica longifolia* L. forme de beaux épis denses, longs de 17 centimètres et même davantage (3). Les corolles sont d'un violet bleu éclatant. Grâce au groupement des fleurs et à leur accès facile, les Insectes en butinent beaucoup en peu de temps; c'est ainsi que nous avons observé un Hyménoptère suçant le nectar de trente-cinq à quarante fleurs par minute : plus de deux mille peuvent donc être visitées en une heure par un seul Insecte. La structure de ces fleurs, toute simple qu'elle est, offre de nombreuses adaptations et

(1) LINNÉ, *Philosophia botanica*, edit. secunda, Berolini, 1780, p. 92.

(2) Voyez plus haut, pp. 82-83.

(3) Nos recherches ont porté sur un magnifique pied cultivé, appartenant à la variété β *puberula* Benth., dans DE CANDOLLE, *Prodromus*, X, p. 466.

réunit en quelque sorte les avantages qui existent séparément chez le *Veronica spicata* et le *V. Chamaedrys*, d'après les descriptions de H. Müller (1).

Pour se rendre un compte exact de la position des fleurs, il convient de distinguer la direction du pédicelle floral et la direction de l'axe de la corolle, qui n'est autre que l'axe de son tube cylindrique. Le pédicelle, redressé chez le bouton, s'abaisse lors de l'anthèse pour ne plus faire avec l'horizontale qu'un angle d'une trentaine de degrés; il se relève de nouveau après la chute de la corolle et redevient presque vertical, comme auparavant. L'axe de la corolle qui, dans le bouton, est sur le prolongement du pédicelle, fait un angle avec lui lors de la floraison, de façon à devenir horizontal ou même, d'ordinaire, un peu incliné vers le bas. Il en résulte que les quatre divisions de la corolle épanouie, qui sont à peu près perpendiculaires à son axe, forment un plan presque vertical. Le tube plus ou moins cylindrique de la corolle a 2-3 millimètres de long; son entrée a 1 1/2 millimètre de large et sa base moins d'un millimètre. Cette base est tronquée un peu obliquement : chose nécessaire vu le coude que le tube de la corolle fait avec son pédoncule.

L'entrée du tube est indiquée aux Insectes par un anneau de poils dont la couleur blanche se détache sur la teinte violacée de la corolle. Ces poils forment un feutrage dense à l'intérieur du tube, depuis son ouverture jusqu'au niveau du sommet de l'ovaire, c'est-à-dire sur 2 à 3 cinquièmes de sa longueur; de son côté, le sommet de l'ovaire est velu. Nous avons donc une sorte de toit complet, constitué par les poils de la corolle et par ceux de l'ovaire. Ils protègent le fond de

(1) *Die Befruchtung*, etc., pp. 285 et 287-288.

la fleur, où se rassemble le nectar que sécrète abondamment un disque charnu hypogyne. Ces poils peuvent, comme nous nous en sommes assurés expérimentalement, empêcher l'entrée de gouttes d'eau ; mais ce rôle doit être secondaire, car la position de la fleur l'expose peu à la pluie (1).

Ils servent surtout à exclure les petits Insectes inutiles à la fécondation de la fleur, qui la priveraient de son nectar, sans profit pour elle : c'est ce que H. Müller, Delpino, Kerner, Belt et d'autres ont déjà admis, dans bien des cas, comme fonction des poils et c'est ce que nous avons pu reconnaître avec certitude chez le *Veronica longifolia*. Nous y avons vu, en effet, un petit Hyménoptère (du groupe des Dasypodes probablement) qui essayait à plusieurs reprises d'arriver au nectar : sa trompe faible et obtuse, longue de 2 millimètres, *venait chaque fois se heurter contre la barrière de poils* à travers laquelle elle ne parvenait pas à se frayer un passage, tandis que la trompe plus robuste ou plus mince d'une Abeille, d'un gros Diptère ou d'un Papillon la franchit sans la moindre peine.

Passons aux organes sexuels. Au moment de l'anthèse, le pistil et surtout les étamines s'accroissent rapidement. Celles-ci ne tardent pas à dépasser la corolle de 7 millimètres environ; toutefois leurs anthères ne s'ouvrent pas tout de suite. Le style, lui, n'a pas encore atteint sa longueur définitive, et ce caractère qui, ordinairement, indique la protérandrie, accompagne ici — chose curieuse — une protérogynie faible mais bien réelle. En voici la preuve : avant la déhiscence des anthères, le stigmate, examiné au

(1) Kerner (*Schutzmittel des Pollens*, p. 26) dit même que les fleurs des Véroniques se referment par un temps humide : nous avons oublié de faire attention à ce détail chez le *Veronica longifolia*, mais nous doutons qu'il en soit ainsi.

microscope, montre déjà ses papilles développées, susceptibles de retenir du pollen; de plus, on voit parfois sur la plante livrée à elle-même, du pollen adhérer au stigmate d'une fleur dont les anthères sont encore closes. A cette première et courte phase de la floraison, un Insecte qui visite la fleur ne peut évidemment effectuer que l'allogamie. Bientôt le style, continuant à grandir, devient égal environ en longueur aux étamines; il se courbe en demi-cercle, se dirigeant en bas et en arrière. Outre cette courbure, il oblique quelquefois à droite ou à gauche, mais son extrémité stigmatique finit toujours par correspondre assez bien au milieu de l'une des fleurs situées plus bas. Pendant ce temps, les anthères violacées se sont ouvertes l'une après l'autre, chacune par deux fentes qui se propagent lentement de haut en bas. Le pollen est elliptique. Les étamines sont horizontales ou un peu inclinées vers le haut et divergent fortement, l'une vers la droite, l'autre vers la gauche, de façon à former entre elles un angle de 40 à 60°.

Qu'une Abeille vienne maintenant butiner dans cette fleur, elle saisit, avec ses pattes antérieures, les étamines. Celles-ci, ramenées brusquement en avant, la frappent vers le point de soudure de l'abdomen au thorax et y déposent du pollen. En même temps, les anthères de fleurs situées plus bas rencontrent ses pattes postérieures et l'extrémité de son abdomen, qui vient également en contact avec le stigmate de la fleur dont elle suce le nectar. Enfin, il arrive souvent que le stigmate d'une fleur placée au-dessus d'elle ou sur le côté, heurte aussi son thorax. De cette manière, elle touche à la fois deux pistils et deux couples d'étamines; une seule de ses succions peut donc opérer deux pollinations, qui toutes deux sont gitonogamiques. Les

capsules ainsi produites par gitonogamie contiennent d'ordinaire une seule graine, en apparence bonne; elles n'en contiennent quelquefois aucune, rarement deux. La xénogamie n'est du reste pas exclue, car après quelques visites toute la face inférieure de l'Insecte est saupoudrée du pollen de diverses fleurs et, par prépotence, le pollen xénogamique l'emporte sans doute sur le gitonogamique.

Par suite de la position des organes sexuels, cette plante a perdu la faculté de se polliner par autogamie directe. Mais nous avons parfois vu le stigmate en contact avec l'une des anthères de la fleur immédiatement inférieure, sans qu'il y eût intervention d'Insectes; de plus, vers la fin de la floraison, le style se relève et devient horizontal, en sorte qu'il peut arriver que du pollen d'une autre fleur tombe sur le stigmate : nous aurions encore, dans ces deux cas, une gitonogamie.

Parmi les espèces et variétés cultivées au Jardin botanique de Bruxelles, nous avons noté les suivantes comme présentant, plus ou moins complètement, les particularités du *Veronica longifolia* : *V. glabra* Ehrh.; *V. orchidea* Crantz; *V. argentea* Schrad.; *V. oxyphylla* Steud.; *V. gracilis* Fisch.; *V. excelsa* Desf.; *V. waldsteiniana* Schott; *V. crassifolia* Wierzb. (=*V. nitens* Host.)

Les Insectes visitent beaucoup le *Veronica longifolia*. Nous y avons surpris plus d'une douzaine d'Hyménoptères butinant à la fois; en outre, quelques Diptères et, rarement, quelques petits Lépidoptères. La plupart de ces Insectes suçaient le nectar, et fort peu venaient dévorer le pollen. Ils parcourent les épis le plus souvent de bas en haut, mais assez fréquemment aussi de haut en bas ou latéralement, en passant d'un épi à l'épi le plus voisin. — Voici les noms de quelques

Insectes capturés sur cette plante; M. H. Donckier a bien voulu les déterminer : Apides : *Apis mellifica* L., très fréquent; *Bombus terrestris* Fabr.; *Andrena convexiuscula* Kirby; Sphégides : *Cerceris labiata* Fabr., fréquent, atteignant avec peine le nectar; *Cerceris quadrifasciata* Panzer; *Philanthes triangulum* Fabr., fréquent; Diptères : *Eristalis tenax* L.; *Syritta pipiens* L.; *Helophilus pendulus* Fabr.

Avant de quitter cette espèce, il nous reste à signaler un dernier détail, bien digne d'attention. Il y a un défaut dans son appareil floral : la sécrétion de son nectar commence trop tôt. Vu leur protérogynie, les fleurs devraient distiller du nectar dès leur épanouissement; mais elles en produisent déjà bien avant, quand la corolle s'entr'ouvre à peine, à une époque où le pistil et les étamines sont encore inclus, *et où, notamment, le stigmate encore sec est incapable de retenir du pollen.* Les Insectes visitent ces fleurs aussi avidement que les autres et la plante produit, à cette époque, son nectar *en pure perte*. Différents auteurs ont, chemin faisant, signalé des imperfections analogues chez d'autres plantes : Hermann et Fritz Müller en ont surtout noté un bon nombre (1). Il est cependant toujours utile

(1) H. Müller, *Die Befruchtung*, etc., articles : *Chamissoa, Epidendrum, Faramea, Posoqueria, Dipsacus sylvestris*, et passim. Au rebours de ce que nous avons constaté chez le *Veronica longifolia*, H. Müller a vu, chez le *V. spicata*, des Abeilles sucer des fleurs vieilles, dont la corolle était déjà tombée (*Op. cit.*, p. 288). Darwin (*The Effects of Cross and Self-Fertilisation*, p. 420) a signalé la même chose chez le *Geranium phaeum* et il suppose « que les Abeilles ont pu apprendre que ces fleurs privées de tous leurs pétales valaient encore la peine d'être visitées, parce qu'elles trouvaient du nectar dans celles dont un ou deux pétales seuls étaient tombés ». Mais cette explication n'est évidemment pas applicable au *Veronica spicata*, puisque la corolle gamopétale tombe tout d'une pièce. Il nous paraît fort probable que c'est, dans tous les cas de ce genre, l'odeur du nectar qui guide les Abeilles. Nous avons vu que leur odorat est très fin; en visitant les fleurs épanouies, elles sont tout près de celles qui n'ont plus de corolle et peuvent aisément percevoir le moindre parfum de nectar qui s'en exhalerait.

d'insister sur des faits de ce genre, en particulier lorsque l'imperfection — la *dystéléologie*, comme dirait HAECKEL, — est aussi évidente que dans le cas actuel (1), car ces faits sont inconciliables avec les idées finalistes et métaphysiques qui, trop souvent, hélas! viennent, comme un brouillard, masquer les rayons de la science.

Une rare Liliacée des environs de Bruxelles, le *Gagea spathacea* Hayne, présente une légère protérogynie, comme le *Veronica longifolia*; ce phénomène est intéressant à cause de la parenté des Liliacées avec les Asparaginées (*Paris, Maianthemum, Convallaria*) et avec les Joncées, chez qui la protérogynie est fréquente. Il faut noter, en passant, que les étamines des *Gagea* que nous avons examinés étaient souvent rabougries, et leurs anthères plus ou moins maladives. D'ailleurs cette espèce paraît ne fructifier que fort peu, ce qui s'explique, comme chez le *Ficaria,* par son énergique reproduction asexuée au moyen de bulbilles.

Le *Prunus Laurocerasus* L. est protérogyne macrobiostigmatique, comme H. MÜLLER l'a observé pour tant d'autres plantes du groupe des Rosacées. La fleur est très odorante, très visitée par les Insectes. Le fond jaune et nectarifère du calice agit comme nectarosème.

2. FLEURS PLÉOMORPHES. — Jusqu'ici nous avons parlé des fleurs monomorphes; nous arrivons maintenant aux plantes dont tous les individus sont, il est vrai, semblables entre eux, mais dont chaque individu porte (normalement) plusieurs sortes de fleurs dis-

[(1) Cette argumentation est critiquée par DELPINO. Dans une lettre adressée à L. ERRERA, le 7 janvier 1887, il écrit que ce nectar anticipé attire fortement les Insectes et sert ainsi à augmenter l'attractivité totale de la plante, à la façon des fleurs stériles de *Muscari comosum*.]

tinctes. Il s'agit donc, d'après la terminologie que nous adoptons, *d'espèces à individus monomorphes et à fleurs pléomorphes*.

Les fleurs peuvent, chez ces sortes de plantes, différer entre elles par le mode de fécondation ou par la répartition des sexes. Dans le premier cas, les fleurs sont forcément toutes hermaphrodites et la différence réside dans leur structure ; dans le second cas, il y a toujours certaines fleurs qui ne sont pas hermaphrodites. — On pourrait ajouter un troisième cas; celui où un même pied produit trois sortes de fleurs qui diffèrent par la structure et par le sexe. C'est ce qui s'observe chez quelques Acanthacées dont les fleurs sont, les unes neutres, les autres hermaphrodites et chasmogames, d'autres encore hermaphrodites et cléistogames (1). S'il fallait un nom pour ces espèces, on devrait les appeler *agamo-chasmo-cléistogames*.

Le premier cas ne se trouve guère réalisé que chez les individus qui portent à la fois des fleurs chasmogames et des fleurs cléistogames, c'est-à-dire chez les plantes cléistogamiques ordinaires dont nous avons déjà parlé (2). On peut, avec DELPINO, nommer ces individus *chasmo-cléistogames* (3). Il arrive parfois que chez ces plantes l'une ou l'autre sorte de fleurs fasse défaut ; mais cet état doit être regardé comme anormal.

Au premier cas se rattachent aussi les quelques exemples de fleurs homogames et dichogames produites par le même pied (4).

Le second cas — fleurs du même pied différant par leur sexe — constitue la classe des *individus monoïques*

1) J. SCOTT, cité par DARWIN, *The different Forms of Flowers*, etc., p. 5.
(2) Voyez pp. 88 et suiv.
(3) DELPINO, *Nuovo giornale botanico italiano*, avril 1876, p. 152.
(4) Voyez plus haut, p. 119, note 2.

prise d'une façon générale. Il est bien évident que la monécie est une disposition qui favorise le croisement, puisque les fleurs unisexuelles sont incapables de fructifier seules. Chez quelques espèces, l'existence de fleurs unisexuelles est en rapport avec la dichogamie, comme nous l'avons expliqué plus haut.

Lorsque les fleurs d'une espèce végétale diffèrent par leur sexualité — qu'il y ait monécie ou polyécie — on constate une loi des plus curieuses. Cette loi, découverte par C. K. Sprengel, est sans doute un résultat de l'adaptation des plantes aux Insectes (1). Sprengel ne l'a signalée que chez les espèces dont toutes les fleurs sont unisexuées; nous l'étendrons à celles qui portent des fleurs hermaphrodites à côté de leurs fleurs femelles ou mâles. Sprengel ne parle non plus que de la taille des fleurs : il faut encore tenir compte d'autres caractères, pour que la loi soit vraie. Ainsi généralisée, elle peut s'énoncer comme suit : « Quand une espèce entomophile présente des fleurs de sexes différents, qui ne sont pas réunies en une même inflorescence, les fleurs ou les inflorescences mâles attirent l'attention, par leur taille, leur nombre, leur nuance ou leur odeur, plus que les femelles et les hermaphrodites; et les hermaphrodites, plus que les femelles. » Aussi les Insectes visitent-ils d'abord les fleurs les plus apparentes, celles où il y a du pollen; ils ne passent qu'ensuite aux fleurs où il y a des stigmates à polliner. Cet ordre de visites, le seul utile à la plante, H. Müller l'a directement observé chez le *Mentha arvensis,* par exemple. Les Saules dont les chatons mâles frappent

(1) *Das entdeckte Geheimniss der Natur,* pp. 66 et 435-436. — Peut-être cette loi provient-elle aussi, en partie, du « balancement organique », car beaucoup de faits tendent à prouver que la production d'organes femelles est une dépense plus forte que la production d'organes mâles.

beaucoup plus les yeux que les chatons femelles, l'Asperge, la Bryone et l'immense majorité des Cucurbitacées, le *Rhodiola rosea*, le *Thymus Serpyllum*, le *Mentha arvensis*, le *Valeriana dioica*, le *Petasites vulgaris*, l'*Ilex Aquifolium* dont les fleurs mâles forment des touffes plus denses que les fleurs femelles, plusieurs *Begonia* et le *Sagittaria sagittaefolia* où les fleurs mâles sont les plus nombreuses, sont autant d'exemples de cette loi. On conçoit, du reste, qu'elle ne s'applique pas aux plantes dont les fleurs mâles, femelles et hermaphrodites sont groupées en une même inflorescence : ici l'éclat des unes s'ajoute à celui des autres et c'est dans toute l'inflorescence que l'Insecte butine à chacune de ses visites. Tel est le cas de beaucoup de Composées : l'Insecte ne va pas d'un fleuron à l'autre ; il les visite, en quelque sorte, tous à la fois.

Parmi les espèces monoïques (lato sensu), il y en a de *di-monoïques* et de *tri-monoïques*. Les premières ont deux sortes de fleurs, les dernières trois. On peut établir, parmi les premières, quatre subdivisions :

1° Chaque pied porte des fleurs hermaphrodites et des fleurs mâles (*individus andro-monoïques*), comme chez plusieurs Ombellifères et Graminées, chez le *Coriaria myrtifolia*, le *Galium Cruciata*, plusieurs *Veratrum*, *Vaillantia*, *Euphorbia*, etc. (1).

2° Chaque pied porte des fleurs hermaphrodites et des fleurs femelles (*individus gyno-monoïques*), par exemple : *Atriplex*, *Parietaria*, *Geranium macrorrhizum*

(1) Linné (*Philosophia botanica*, ed. sec., Berolini, 1780, p. 93) définit le terme « polygame » de la façon suivante : « planta quæ hermaphroditis et femineis aut masculis simul (floribus constat), polygama dicitur. » Mais cette définition si large, qui mêle une foule de cas très différents, nous paraît manquer de précision et, suivant l'exemple récent de Darwin, nous n'appellerons polygames que les espèces portant à la fois des fleurs ☿, ♂ et ♀, réservant d'autres noms, tels que *andro-monoïques*, *andro-dioïques*, etc., pour les autres cas

(selon HILDEBRAND), la plupart des Composées corymbifères, etc.

3° Chaque pied porte des fleurs hermaphrodites et des fleurs neutres (*individus agamo-monoïques*). Chez ces végétaux, il y a une sorte de division du travail : parmi leurs fleurs, les unes se chargent de la production de pollen et d'ovules; les autres, brillantes, agrandies aux dépens de leurs organes sexuels, servent uniquement à accroître l'éclat de la plante et à la faire mieux apercevoir des Insectes. C'est le cas chez beaucoup de Composées (*Centaurea*, etc.), chez les *Hydrangea, Viburnum, Muscari comosum, M. racemosum, Tourretia* (1), etc.

4° Chaque pied porte des fleurs mâles et des fleurs femelles : c'est le cas des *individus monoïques* ou *androgynes* proprement dits, dont les exemples abondent.

Les *individus tri-monoïques* ou *monoïques polygames* portent à la fois des fleurs hermaphrodites, des fleurs mâles et des fleurs femelles; tel est le cas des *Acer campestre, Saponaria ocymoides, Ricinus communis, Æsculus Hippocastanum, Poterium Sanguisorba* (2).

II. INDIVIDUS PLÉOMORPHES. — Beaucoup d'espèces présentent non seulement des différences de fleur à fleur, mais encore d'individu à individu. Ce sont les *espèces à individus pléomorphes;* nous allons rapidement les passer en revue. Les individus diffèrent, soit par le mode de fécondation de leurs fleurs (*individus hétéromésogames*), soit par la position des organes sexuels

(1) Nous rangeons ici cette Bignoniacée, à cause du passage suivant de BENTHAM et HOOKER, *Genera Plantarum*, II, p. 1027 : « Flores dimorphi, superiores steriles calyce colorato, inferiores fertiles calyce viridi in Tourretia. »

(2) Pour l'*Acer*, voir DARWIN, *The different Forms*, etc , p. 12; pour les *Saponaria* et *Ricinus*, HILDEBRAND, *Geschlechter-Vertheilung*, pp. 10-11; pour l'*Æsculus*, OGLE, *Popular Science Review*, janvier 1870, p. 54; pour le *Poterium*, GRENIER et GODRON, *Flore de France*, I, p. 502.

dans l'espace (*individus hétérostyles*), soit par leur ordre de maturité dans le temps (*individus hétérodichogames*), soit enfin par le sexe même (*individus polyoïques*). Examinons ces catégories, l'une après l'autre.

A. Individus hétéromésogames. — Les individus d'une même espèce peuvent différer assez entre eux sous le rapport de la structure florale, pour qu'il en résulte une différence sensible dans leur mode de fécondation. Parfois cette diversité des individus est en somme peu profonde au point de vue morphologique (*Plantago, Iris Pseudo-Acorus*); dans d'autres cas, elle est assez grande pour que les botanistes descripteurs aient basé sur elle des variétés (*Viola tricolor*, variété *arvensis* et variété *vulgaris*), ou même des espèces douteuses (*Rhinanthus minor* et *R. major*) ou enfin des espèces indubitables (*Malva rotundifolia* et *M. sylvestris*). On arrive par les degrés les plus insensibles de l'un à l'autre de ces cas, ce qui montre, une fois de plus, combien de l'espèce à la variété la distance est petite ou, plus exactement, combien la séparation est conventionnelle. Cette différence dans le mode de fécondation des individus d'une même espèce (ou d'espèces très affines) pourrait recevoir le nom général d'*hétéromésogamie* (1). Elle consiste tantôt en ce que les chances relatives d'autogamie et de croisement ne sont pas les mêmes pour les divers individus (*individus auto-allogames = homo-dichogamiques* Delpino), tantôt en ce que l'agent de transport du pollen n'est pas le même.

Chez les plantes que nous nommons *auto-allogames,* il y a donc deux formes (ou variétés, ou espèces affines), dont l'une vit dans des conditions plus favorables aux

(1) Μεσόω, servir d'intermédiaire.

visites des Insectes et s'est en même temps mieux adaptée au croisement, tandis que l'autre pousse dans des conditions moins favorables et se féconde surtout par autogamie. L'existence de ces deux formes, que H. Müller a le premier mise en lumière, a été signalée par lui chez les *Lysimachia vulgaris, Euphrasia officinalis, Viola tricolor* (*vulgaris* et *arvensis*), *Rhinanthus Crista-galli* (*major* et *minor*), *Malva sylvestris* comparé à *M. rotundifolia, Epilobium angustifolium* comparé à *E. parviflorum,* et chez quelques autres espèces (1). Une étude attentive multipliera sans doute les exemples de cette dualité intéressante : nous pensons que le *Specularia Speculum* doit aussi être regardé comme une forme adaptée à l'allogamie, dont le *S. hybrida* serait la forme autogamique. En effet, celui-là se distingue par sa panicule assez ample, à belles fleurs dont la corolle s'étale largement, tandis que celui-ci possède un corymbe étroit, sa corolle est « très petite, presque avortée », cachée par les divisions du calice, et s'ouvre rarement. Pour le reste, ces deux espèces diffèrent à peine et tout porte à croire qu'elles descendent d'un ancêtre commun à partir duquel elles ont divergé, l'une dans la direction de l'allocarpie, l'autre avec des adaptations autocarpiques.

Aux plantes auto-allogamiques se rattachent aussi ces espèces dont certains individus sont adynamandres et dont d'autres ne le sont pas, comme le *Reseda lutea* et le *R. odorata* (2); ou bien dont certains individus sont homogames et d'autres dichogames,

(1) H. Müller, *Die Befruchtung*, etc., p. 443 et passim; *Nature*, VIII, p. 433; IX, pp. 44 et 164. — Le *Ligustrum vulgare* doit peut-être (?) également trouver place ici (H. Müller, *Die Befruchtung*, etc., pp. 340-341), de même que l'*Asperula cynanchica* (*ibid.*, p. 359) et le *Nolana prostrata* (Darwin, *The Effects of Cross*, etc., p. 186).

(2) Darwin, *The Effects of Cross*, etc., pp. 336-340.

comme le *Pelargonium zonale* (1), le *Syringa vulgaris*, le *Veronica serpyllifolia* (2), le *Corylus Avellana* (3) et l'*Ajuga reptans* (4). Toutefois il est difficile de dire jusqu'à quel point c'est l'état normal de ces espèces.

On connaît peu d'exemples d'espèces ayant certains individus adaptés à un agent de transport pollinique et d'autres à un autre. Cependant il existe chez les *Plantago* des pieds qui penchent vers l'anémophilie, d'autres qui penchent vers l'entomophilie, comme on le verra plus loin (§ 9) : ces plantes, si l'on voulait un nom pour elles, seraient donc convenablement désignées par *anémo-entomophiles*.

On pourrait de même appliquer le terme *di-entomophiles* aux espèces dont une forme s'est adaptée surtout à un Insecte, l'autre à un autre. C'est ce que H. Müller a très bien décrit pour l'*Iris Pseudo-Acorus* : une variété est surtout fécondable par les Bourdons (*Bombus*), l'autre surtout par les Diptères à longue trompe (*Rhingia*). Il faut rapprocher de ce fait cette autre observation du même naturaliste, que dans les régions alpines où les Papillons sont plus fréquents que les Abeilles, des formes qui sont voisines d'espèces adaptées aux Hyménoptères, se sont adaptées aux Lépidoptères : le *Primula villosa*, par exemple, est fécondable par ceux-ci, le *Primula elatior* par ceux-là (5). Kerner avait déjà indiqué quelque chose d'analogue

(1) Darwin, *The Effects of Cross*, etc., p. 142, note.

(2) H. Müller, *Die Befruchtung*, etc., p. 340, note, et pp. 288-289.

(3) Bennett, Wetterhan, H. Müller dans le journal *Nature*, 1875, résumé dans Just, *Botanisches Jahresbericht*, 1875, vol. II, p. 905.

(4) Le degré de dichogamie de cette espèce varie fortement, comme nous l'avons constaté et comme on peut le déduire des observations de H. Müller (*Op. cit.*, pp. 307-308) et Delpino (*Loc. cit.*, XII, p. 100).

(5) H. Müller, *Nature*, XI, pp. 32, 110, 169.

chez le genre *Cerinthe* (1). Notons encore qu'on pourrait regarder le *Lychnis vespertina* Sibth. (*L. dioica flore albo* Sm.) et le *Lychnis diurna* Sibth. (*L. dioica fl. rubro* Sm.) comme deux formes d'un même type : l'une d'elles s'étant adaptée aux Papillons nocturnes, l'autre aux diurnes.

Il est possible qu'il existe également des espèces *hydro-anémophiles, hydro-entomophiles, ornitho-entomophiles*, etc., mais on n'en connaît point jusqu'ici.

B. Individus hétérostyles. — Lorsque, chez les individus d'une espèce, qui poussent côte à côte, la position réciproque des anthères et du stigmate varie de façon à ce qu'il y ait deux ou trois formes florales distinctes, et lorsque, de plus, la fécondation n'est parfaite que par un croisement de ces formes, on dit que les individus sont *hétérostyles*. Ici donc, les mauvais effets d'une union consanguine s'étendent bien plus loin que chez les plantes ordinaires : pour les plantes ordinaires, il suffit de croiser deux individus distincts et qui ne soient pas apparentés; pour les plantes hétérostyles, il faut, en outre, que ces individus soient de formes différentes. — Quand il y a deux formes, l'une a presque toujours les étamines longues et le style court, c'est la forme *microstyle;* l'autre a les étamines courtes et le style long, c'est la forme *macrostyle*. Quand il y a trois formes, la première (*microstyle*) a le style court, une rangée d'étamines de longueur moyenne et une rangée d'étamines

(1) *Schutzmittel des Pollens*, pp. 63-64 : « dass insbesonders zwei Umstände die gleichzeitige Ausbildung mehrerer nahe verwandten Variationen auf demselben Gelände und unter gleichen klimatischen Verhältnissen möglich machen, nämlich : einmal *die Adaptirung der Blüthen für verschiedene Insekten*, und dann zweitens das ungleichzeitige Aufblühen. »

longues; la deuxième (*mésostyle*) a un style moyen, une rangée d'étamines courtes et une rangée d'étamines longues; la troisième (*macrostyle*) a le style long, une rangée d'étamines moyennes et une rangée d'étamines courtes. Les plantes hétérostyles à deux formes, peuvent être nommées *hétérodistyles;* celles à trois formes, *hétérotristyles*. Le *Primula elatior* est un excellent exemple du premier cas, le *Lythrum Salicaria*, du second. La planche jointe à ce travail représente les principaux caractères distinctifs des deux formes florales, chez le *Primula elatior* (1). [Une forme très remarquable d'hétérostylie a été décrite chez *Wachendorfia* par J. Wilson (2). Les fleurs ont trois étamines et un style. Chez certains individus le style est à droite et les étamines sont à gauche; chez d'autres, au contraire, le style est à gauche et les étamines sont à droite. Les visites des Insectes amènent donc le croisement entre individus différents.]

Quelques plantes hétérostyles portent, en outre, des fleurs cléistogames : par exemple, l'*Oxalis incarnata* et l'*O. sensitiva* (3).

C. Individus hétérodichogames. — Chez les plantes hétérodistyles, la position des anthères de l'une des formes correspond à celle des stigmates de l'autre, de façon qu'un Insecte, en butinant successivement dans les deux sortes de fleurs, touche avec la même partie de son corps le pollen de l'une et la surface stigmatique de l'autre : il amène ainsi un double croisement réciproque. Mais ce même résultat peut être

[(1) L. Errera, *Sur les caractères hétérostyliques secondaires des Primevères.*]
[(2) Résumé dans *Botanisch Jaarboek*, 2e année, 1890, p. 158.]
(3) Darwin, *The different Forms of Flowers*, etc., pp. 322-323.

dû à une tout autre disposition : l'existence côte à côte de deux formes de la même espèce, l'une protérandrique, l'autre protérogynique. C'est ce qui a lieu chez les plantes que nous proposons de nommer *hétérodichogames* et dont on ne connaît jusqu'ici que deux exemples certains, le Noyer (*Juglans regia*) et le *Veronica spicata* (1).

Le premier a été découvert par DELPINO et signalé par lui dans un appendice très intéressant à son grand travail : « *Ulteriori osservazioni e considerazioni sulla dicogamia* » (2). Le *Juglans* est anémophile et monoïque : la dichogamie y existe d'inflorescence mâle à inflorescence femelle et non, comme chez les plantes hermaphrodites, d'organes mâles à organes femelles de la même fleur. Au contraire, le second exemple d'hétérodichogamie est le *Veronica spicata*, espèce hermaphrodite et entomophile, très voisine du *V. longifolia* que nous avons décrit précédemment. Le *Veronica spicata* présente, d'après H. MÜLLER (3), des individus protérandriques et d'autres protérogyniques : lorsqu'ils fleurissent ensemble, il y a évidemment beaucoup de chances pour que le pollen des premiers féconde les seconds et réciproquement. Toutefois la chose est moins bien accentuée que chez le Noyer et réclame des études nouvelles.

(1) Le *Corylus Avellana* et le *Syringa vulgaris* doivent provisoirement être exclus des hétérodichogames, puisque, pour le premier, les deux formes sont signalées dans des localités différentes (JUST, *Botanisches Jahresbericht*, 1875, vol. II, p. 905), et que, pour le second, BATALIN (*Botanische Zeitung*, 1870) et H. MÜLLER (*Op. cit.*, p. 340, note) ne sont pas bien d'accord. Le *Trollius europaeus* (RICCA, *Atti della Società Italiana delle Scienze naturali*, XIV, p. 249) et le *Papaver alpinum* (H. HOFFMANN, *Untersuchungen über Variation*, p. 25, dans les *Berichte der Oberhessischen Gesellschaft für Natur- und Heilkunde*, 1877) sont peut-être hétérodichogames.

(2) DELPINO, *Loc. cit.*, XVII, pp. 403-404.

(3) *Die Befruchtung der Blumen*, p. 287.

D. Individus polyoïques. — Passons aux plantes de notre dernier groupe : il y a chez elles plusieurs sortes d'individus de sexes différents. Les espèces dioïques sont les plus connues du groupe, mais elles ne sont pas les seules.

Parmi les espèces à individus *polyoïques*, nous distinguerons d'abord celles qui présentent deux sortes d'individus (*dioïques* lato sensu) et celles qui en présentent trois (*trioïques*).

On peut concevoir l'existence d'une foule de combinaisons de sexes qui rentrent dans la diécie; il y en a cependant trois principales :

1° Certains individus ne portent normalement que des fleurs hermaphrodites, d'autres que des fleurs mâles (*individus andro-dioïques*). Il y a très peu d'espèces dans ce cas. Darwin dit même (1) qu'il n'en connaît pas d'autre que le *Caltha palustris* (d'après Lecoq). A cela nous ne trouvons à ajouter que le *Dryas octopetala* (2) ainsi que *Veratrum album* et *Geum reptans* (3). Toutefois le *Veratrum* est andro-monoïque suivant Axell.

2° Certains individus ne portent normalement que des fleurs hermaphrodites, d'autres que des fleurs femelles (*individus gyno-dioïques*). Les exemples de ce genre de diécie ne sont pas rares, surtout chez les Labiées. Il est très facile de l'observer sur le *Thymus Serpyllum*, si abondant aux environs de Bruxelles. On

(1) *The different Forms of Flowers*, etc., p. 13.

(2) Axell, *Om anordningarna*, etc., p. 45. — Linné (*Philosophia botanica*, edit. secunda, Berolini, 1780, p. 95) dit : « flores Hermaphroditae et Masculi in distincta planta : *Chamaerops, Panax, Nyssa, Diospyros.* » Toutefois ces espèces ne doivent probablement pas figurer parmi les andro-dioïques, parce que leurs fleurs hermaphrodites ont une tendance à l'avortement de l'androcée, ce qui les rend en réalité femelles : Linné l'indique lui-même en mettant « hermaphroditae » au féminin (quoique avec un substantif masculin : horrescimus referentes).

(3) H. Müller, *Nature*, 12 septembre 1878, p. 519.

trouvera dans le livre de DARWIN (1) des détails étendus sur les plantes gyno-dioïques, dont il donne une liste assez complète. Comme additions à y faire, nous ne nous rappelons que : *Gladiolus segetum* (2), *Stellaria graminea*, *Polygonum viviparum* (3) et *Geranium sylvaticum* dans certaines localités (4).

Les fleurs femelles présentent en général chez ces espèces, outre l'avortement des étamines, deux particularités intéressantes : leur corolle est sensiblement plus petite que chez les fleurs hermaphrodites et elles sont plus fertiles que celles-ci. La différence dans la taille de la corolle est assez grande pour que l'on puisse facilement reconnaître, au seul aspect, le sexe de la plante : c'est du moins ce que nous avons constaté chez le *Thymus Serpyllum* et DARWIN a fait la même remarque (5). Quant à la fertilité, ce savant a trouvé que si chez le *Thymus Serpyllum* on pèse les graines d'un même nombre d'épis des deux formes, on obtient pour les plantes femelles un poids double de celui que l'on trouve pour les plantes hermaphrodites : le rapport exact est de 100 à 45 (6).

Nous nous sommes demandé si cette énorme différence était due à la production d'un plus grand nombre de graines ou de graines plus pesantes. Nous avons donc soigneusement pesé le même nombre de bonnes graines des deux sortes et provenant de la même localité, ce qui nous a fourni les résultats suivants : 50 graines de plantes femelles pesaient 8 milli-

(1) *The different Forms of Flowers*, etc., pp. 298 et suiv.

(2) DELPINO, *Loc. cit.*, XII, p. 136.

(3) AXELL, *Op. cit.*, p. 45.

(4) H. MÜLLER, *Nature*, 12 septembre 1878.

(5) *The different Forms of Flowers*, etc., p. 299. — *Ibid.*, p. 307, ligne 7 à partir d'en bas, c'est par une faute d'impression, sans doute, qu'il est dit de la corolle : « it is rather *larger* in the females » ; il faut « *smaller* ».

(6) *Ibid.*, pp. 301-302.

grammes, et 50 autres, des mêmes plantes, 7,5 milligrammes : soit 15,5 milligrammes pour 100 graines; — 50 graines des individus hermaphrodites pesaient 8,75 milligrammes, et 50 autres des mêmes individus, 7 milligrammes : soit 15,75 milligrammes pour 100 graines. Des graines moins belles, provenant d'une autre localité, nous ont fourni des chiffres analogues : 100 graines femelles pesaient 10,3 milligrammes, et 100 graines hermaphrodites 9,8 milligrammes. Il n'y avait donc pas de différence notable entre les poids des graines des deux sortes et, si le résultat n'est pas accidentel, il en faut conclure que les pieds femelles produisent environ deux graines pour une des pieds hermaphrodites.

Nous avons également pris quelques mesures et effectué quelques pesées se rapportant au *Plantago lanceolata*, chez lequel on observe, comme on sait, des pieds hermaphrodites et des pieds femelles (1); ceux-ci ont des anthères étroites, vertes et presque absolument privées de pollen. Nos études ont porté spécialement sur 7 épis hermaphrodites et 5 épis femelles, pris au hasard. Les 7 épis hermaphrodites fructifères mesuraient en moyenne, sans la hampe, 31 millimètres de long et pesaient chacun, avec capsules, graines et bractées, 496 milligrammes en moyenne : soit 16 milligrammes par millimètre d'épi. Les 5 épis femelles mesuraient en moyenne 37 millimètres et pesaient 558 milligrammes : soit 15 milligrammes par millimètre d'épi fructifère. Quant aux graines, les 7 épis hermaphrodites en contenaient en tout 727 bonnes, pesant ensemble 2,082 milligrammes : soit pour chaque

(1) Darwin, *The different Forms of Flowers*, etc., p. 306. — En Belgique, comme en Angleterre, les pieds femelles sont beaucoup moins nombreux que les hermaphrodites.

épi, 104 graines pesant 297 milligrammes. Les 5 épis femelles renfermaient en tout 669 bonnes graines, pesant ensemble 1,595 milligrammes : soit, par épi, 134 graines pesant 319 milligrammes. A ce compte, les épis femelles portent donc sensiblement plus de graines que les hermaphrodites; mais la différence est moins grande, quoique toujours dans le même sens, si l'on tient compte de l'inégale longueur des épis des deux sortes. En effet, pour chaque centimètre d'épi, les pieds hermaphrodites ont 34,5 graines du poids de 96 milligrammes, et les pieds femelles 36 graines du poids de 86 milligrammes. En revanche, les graines hermaphrodites sont, comme on voit, les plus pesantes : 100 d'entre elles pèsent en moyenne 286 milligrammes, et 100 graines femelles pèsent seulement 239 milligrammes. Il semble aussi que les épis fructifères soient moins nombreux chez les pieds femelles que chez les hermaphrodites, dans le rapport de 8 à 10 environ. En résumé donc, il s'établirait chez les deux formes du *Plantago lanceolata* une compensation approximative entre le nombre et la longueur des épis, le nombre des graines et leur poids.

H. Müller et Darwin ont proposé deux explications différentes de l'origine des pieds femelles chez les espèces gyno-dioïques (1). S'il se vérifie que les Insectes vont toujours butiner d'abord dans les grandes fleurs hermaphrodites, et seulement après dans les petites fleurs femelles, celles-ci reçoivent le pollen des premières, leurs étamines deviennent inutiles et alors la théorie de H. Müller a certainement beaucoup pour elle. L'avortement des étamines peut d'ailleurs s'expliquer en partie par leur variation corrélative avec la co-

(1) H. Müller, *Op. cit.*, pp. 319-320, 326, 330. — Darwin, *The different Forms of Flowers*, etc., pp. 304, 307-309.

rolle et en partie par leur élimination graduelle comme organes superflus : l'accroissement de la fertilité étant dû, en ce cas, à l'économie de matière que la fleur réalise dans sa corolle et son androcée. Remarquons toutefois que la théorie de H. Müller ne saurait s'appliquer aux espèces gyno-dioïques anémophiles, dont on ne connaît d'exemples jusqu'ici que dans le genre *Plantago*.

3° Certains individus ne portent normalement que des fleurs mâles, d'autres que des fleurs femelles : c'est le cas des plantes *dioïques* ordinaires ou *dioïques unisexuelles,* dont il y a de nombreux exemples. Il n'est pas besoin d'insister sur ce fait qu'une semblable distribution des sexes rend l'allogamie indispensable. La fécondation de ces plantes est nécessairement xénogamique et ne saurait jamais être ni gitonogamique, ni autogamique. On trouvera dans les ouvrages de Darwin, de Hildebrand et d'autres, d'intéressants détails sur les gradations insensibles qui conduisent depuis l'hermaphroditisme autocarpique jusqu'à la diécie absolue, ces deux degrés extrêmes de l'échelle sexuelle. Qu'il nous suffise de rappeler qu'il n'y a guère d'état transitoire concevable, dont on ne trouve dans la nature une profusion d'exemples.

Nous n'insisterons pas non plus sur les curieuses relations sexuelles de certaines plantes (1), telles que les *Rhamnus* et les *Epigaea*, sur lesquelles des recherches expérimentales sont fort à désirer.

Outre les trois cas de diécie que nous venons de citer, il en existe encore un certain nombre qui ne méritent pas de noms spéciaux, vu leur extrême rareté. Voici, pour compléter notre aperçu des répartitions sexuelles, la liste de ceux dont nous avons connaissance :

Fleurs mâles et fleurs femelles sur un même pied

(1) Darwin, *Op. cit.*, pp. 293 et suivantes.

(androgyne), fleurs hermaphrodites sur l'autre : *Callitriche* (1);

Fleurs mâles et fleurs femelles sur un même pied, fleurs mâles seulement sur l'autre : *Arctopus* (Ombellifères) (2);

Fleurs mâles et fleurs femelles sur un même pied, fleurs femelles seulement sur l'autre : *Morus* (individus cultivés) (3);

Fleurs hermaphrodites et fleurs mâles sur un même pied, fleurs femelles sur l'autre : *Gleditschia* (4).

Fleurs hermaphrodites et fleurs mâles sur un même pied, fleurs mâles sur l'autre : *Astrantia minor* (5).

Après les plantes dioïques, viennent les *trioïques* : ici il y a, à l'état normal, trois sortes d'individus sexuellement différents. Parmi les nombreuses sortes de triécie théoriquement possibles, il n'en est guère qu'une seule dont on connaisse quelques exemples. C'est le cas où il y a des pieds hermaphrodites, des pieds mâles et des pieds femelles; les individus sont alors *polygames trioïques : Fraxinus excelsior* (6); *Empetrum* (7); *Silene inflata, S. acaulis, Ribes alpinum, Fragaria elatior, Rubus Chamaemorus* (8); *Catasetum tridentatum* (avec *Myanthus barbatus* et *Monachanthus viridis*) (9);

(1) Axell, *Op. cit.*, p. 45.

(2) Linné, *Philosophia botanica*, p. 95.

(3) *Gardeners' Chronicle*, 1847, pp. 541, 558 (cité par Darwin).

(4) Linné, *Op. cit.*, p. 95.

(5) H. Müller, *Nature*, 12 septembre 1878.

(6) Alefeld, *Botanische Zeitung*, 1863, p. 417. — Hildebrand, *Geschlechter-Vertheilung*, p. 11. — Darwin, *The different Forms of Flowers*, etc., p. 11. — Suivant Reichenbach, *Flora germanica excursoria*, p. 431, le *Fraxinus excelsior* serait même *tétroïque* : « Occurrunt individua mascula, feminea, monoica et hermaphrodita. »

(7) Linné, *Op. cit.*, p. 95.

(8) Ces cinq dernières espèces, d'après Axell, *Op. cit.*, p. 46. — Cet auteur mentionne aussi le *Poterium Sanguisorba*, mais probablement par suite d'un lapsus : cette plante est, en effet, polygame monoïque.

(9) Darwin, *On the various Contrivances by which Orchids are fertilised*, 2e éd., 1877, p. 207.

Honkeneja peploides (1); *Fragaria vesca, F. virginiana, F. chiloensis, Evonymus europaeus* (2); *Asparagus officinalis* (3).

Telles sont, dans leur ensemble, les principales structures florales, envisagées au point de vue de la fécondation. Si nous avons énuméré bon nombre de cas peu importants, c'est pour tâcher de mettre quelque ordre dans cette matière qui, il faut l'avouer, est passablement embrouillée.

Veut-on se faire une idée de la confusion qui règne dans la nomenclature de cette partie de la botanique, il suffit que l'on se demande, par exemple, ce que veut dire une plante à « fleurs dimorphes ». Qu'est-ce qu'un auteur a en vue en employant ce mot? Autant de têtes, autant d'avis. Comme curiosité scientifique, les principaux sens dans lesquels ce terme a été employé méritent d'être relevés. En 1862, Darwin publiait le travail célèbre où il expliquait pour la première fois les relations qu'il y a entre les deux formes des *Primula*; ce travail avait pour titre : « On the two forms or *dimorphic* condition in the species of Primula, etc. » (4). Dimorphe est ici synonyme de ce que l'on a depuis appelé hétérostyle. Bientôt après, en 1863, Hugo von Mohl, en réponse en quelque sorte aux observations de Darwin, faisait paraître un article intitulé : « Einige Beobachtungen über *dimorphe* Blüthen » (5), mais ici dimorphe se rapportait aux plantes qui ont à la fois des fleurs closes et des fleurs qui s'épanouissent, c'est-à-dire aux plantes chasmo-cléistogames. Quantité d'auteurs suivirent l'exemple de von Mohl, et parmi eux Sachs, Kirk, Milde, etc.; tandis que d'autres employaient dimorphe dans le sens que lui assignait Darwin. De là une première confusion. Afin d'y remédier, Hildebrand (6) propose, en 1866, d'employer le terme hétérostylie pour cette sorte de plantes que Darwin avait signalée,

(1) Grenier et Godron, *Flore de France*, I, p. 255; — E. Warming, *Botanisk Tidsskrift*, III, 1878, p. 125.

(2) Darwin, *The different Forms of Flowers*, etc., ch. VII.

(3) Breitenbach, *Botanische Zeitung*, 15 mars 1878, p. 163.

(4) *Journal of the Proceedings of the Linnean Society*, vol. VI, 1862, p. 77.

(5) *Botanische Zeitung*, 1863, p. 309.

(6) *Monatsberichte der königlichen preussischen Akademie der Wissenschaften*, 1866, p. 369.

et dimorphie pour le cas étudié par von Mohl. Quelques naturalistes, et entre autres Darwin lui-même, se hâtèrent d'adopter le mot hétérostylie et il semblait que tout allât rentrer dans l'ordre. Il n'en fut rien. Plus tard encore, nous voyons Delpino désigner par dimorphie un phénomène nouveau, celui que nous avons appelé plus haut hétérodichogamie : il dit en effet, en 1875, « *Dimorfismo* del Noce », etc. (1). La même année, Meehan observait des fleurs mâles à côté des hermaphrodites (andro-monécie) et intitulait son article : « *Dimorphous* flowers in Passiflora » (2). Ce qui fait déjà quatre significations différentes pour le même mot. Et ce n'est pas tout : dans le *Genera Plantarum* de Bentham et Hooker, on lit (3) « flores *dimorphi*... in Tourretia », dans le sens de fleurs agamo-monoïques. Ce n'est pas tout encore. Lorsque, tout récemment, Maxwell T. Masters fait paraître une « Note on the *dimorphism* of Restiaceæ » (4), il ne s'agit plus du tout de la fleur et le mot se rapporte à la structure de la tige. D'où nous pouvons conclure que lorsqu'un botaniste nous dit simplement : « telle espèce est *dimorphe* » (et ce cas se présente assez souvent) nous avons le choix entre au moins six acceptions différentes de ce mot, d'autant plus qu'un même auteur l'emploie parfois dans plusieurs sens distincts.

La nécessité d'un peu d'ordre dans cette nomenclature est manifeste. En somme, il nous semble que dimorphe doit signifier « de deux formes » et que, par conséquent, il ne saurait être réservé exclusivement à aucun des cas que nous venons d'énumérer : le mieux est de désigner chaque chose par un nom qui la caractérise autant que possible. C'est ce que nous avons tâché de faire, en comblant les quelques lacunes que la terminologie des structures florales présente encore.

Le tableau des pages 156-157 résume le groupement (tout artificiel, puisqu'il n'a en vue que la structure de la fleur) adopté dans l'aperçu de la morphologie florale qu'on vient de lire. Nous ne le donnons que pour faciliter un coup d'œil d'ensemble et n'y attachons aucune

(1) *Atti della Società Italiana delle Scienze naturali*, XVII, p. 402.
(2) Cité dans Just, *Botanischer Jahresbericht*, 1875, II, p. 909.
(3) *Genera Plantarum*, II, II, p. 1027.
(4) *Journal of Botany*, février 1878.

autre importance. Si l'on découvrait des cas qui ne s'y trouvent pas compris, nous pensons qu'il sera toujours facile de les y intercaler, sans modifier le cadre général.

Il est à peine nécessaire de faire remarquer que les différents groupes énumérés ci-dessus sont reliés par des transitions nombreuses, comme on en trouve d'ailleurs entre tous les groupes de toutes les classifications. Il n'est pas nécessaire non plus de montrer combien l'existence même de ces innombrables états intermédiaires, de ces structures *qui ne sont pas faites, mais qui sont en train de se faire* (« im Werden », comme diraient les philosophes allemands), est un argument précieux et irréfutable en faveur de l'évolution des espèces.

§ 9

Développement progressif des structures florales

Nous ne pouvons qu'effleurer ce sujet : pour les détails et pour les preuves à l'appui des conclusions que nous allons résumer, nous renvoyons particulièrement aux livres de H. Müller et Darwin où la question est traitée avec quelques développements (1).

Il est à peu près certain que les premiers êtres qui apparurent sur notre globe étaient extrêmement simples : nulle différenciation dans leur structure, nulle différenciation dans leurs fonctions. Ce devaient être des masses homogènes de matière vivante — comme certains Protistes actuels — n'appartenant

(1) *Die Befruchtung der Blumen,* pp. 444 et suivantes.—*The Effects of Cross and Self-Fertilisation,* pp. 490 et suivantes. — Voir aussi : Kerner, *Schutzmittel des Pollens,* pp. 58 et suivantes; Kuntze, *Schutzmittel der Pflanzen,* etc. (*Botanische Zeitung,* 1877); Delpino, *Studii sopra un lignaggio anemofilo delle Composte,* Florence, 1871; et Sachs, *Lehrbuch der Botanik,* 4e édition, p. 875.

encore, à vrai dire, ni au règne animal, ni au règne végétal, inférieures à l'un et à l'autre, dépourvues de toute sexualité. Les plantes les plus anciennes qui vinrent après ces ébauches d'organismes, furent sans doute des Thallophytes, des Algues. La structure se perfectionne, les fonctions se compliquent. Analogues aux « gamètes » des Algues actuelles, les corps reproducteurs mobiles de certaines de ces Algues s'accouplaient dans les profondeurs des mers primordiales. Ces Algues étaient donc dioïques. Aux végétaux aquatiques s'ajoutent plus tard les végétaux terrestres. Les plus anciens d'entre ceux-ci présentent encore la diécie. Mais les flots ne peuvent plus servir au transport de leurs éléments sexuels et les Insectes n'existent pas encore : c'est donc surtout grâce au vent que le pollen est amené d'un individu à l'autre. Ces plantes sont anémophiles : c'est le règne des Gymnospermes. Par degrés insensibles, certaines espèces passent de la diécie à la monécie, de la monécie à l'hermaphroditisme. Parallèlement à cette transformation il s'en effectue une autre. Les Insectes ont apparu. Ils trouvent dans le pollen des espèces anémophiles un aliment précieux et en font leur profit, comme on l'observe encore aujourd'hui. Dès lors, ils peuvent accidentellement en transporter aux stigmates. L'entomophilie réalise vis-à-vis de l'anémophilie une énorme économie de pollen (sans parler d'autres avantages), de sorte que la sélection naturelle tend bientôt, d'une manière constante, à fixer tout ce qui favorise la métamorphose des anémophiles. De là, l'origine des espèces entomophiles et, plus tard, des ornithophiles, c'est-à-dire de la grande majorité des Angiospermes actuelles. Enfin, comme on l'a fait remarquer avec raison, bien des plantes entomophiles sont retournées, dans les époques

I. INDIVIDUS MONOMORPHES. Tous les individus semblables quant à leurs fleurs.

1. FLEURS MONOMORPHES. Toutes les fleurs semblables et hermaphrodites.

A. *CLÉISTOGAMIE* Kuhn. Toutes les fleurs restent toujours closes; aucun croisement n'est possible : *pas d'exemple.*

B. *CHASMOGAMIE* Axell. Toutes les fleurs s'épanouissent; il y a toujours possibilité de croisement.

a. AUTOGAMIE DIRECTE. Le pollen tombe directement sur le stigmate de la même fleur.

* ***Autocarpie directe.*** L'autogamie directe est efficace : *Trifolium arvense.*

** ***Pas d'autocarpie directe.*** L'autogamie ne produit pas de fécondation : *Corydalis cava.*

b. PAS D'AUTOGAMIE DIRECTE. Le pollen ne tombe pas (ou presque pas) directement sur le stigmate.

* ***Hercogamie*** Axell. Anthères et stigmates mûrs séparés dans l'espace : *Anacamptis pyramidalis.*

** ***Dichogamie*** Sprengel (non Delpino). Anthères et stigmates mûrs séparés dans le temps.

† Protérandrie Delpino. Anthères déhiscentes avant que le stigmate soit nubile : *Teucrium Scorodonia.*

†† Protérogynie Delpino. Stigmates nubiles avant que les anthères soient déhiscentes : *Aristolochia Clematitis.*

2. FLEURS PLÉOMORPHES. Les fleurs du même individu sont de plusieurs sortes.

A. *CHASMO-CLÉISTOGAMIE* Delpino. Les fleurs, toutes hermaphrodites, diffèrent par leur mode de fécondation, les unes étant cléistogames, les autres chasmogames : *Oxalis Acetosella.*

B. *MONÉCIE.* Les fleurs diffèrent par leur sexe, sur le même individu; il y en a toujours quelques-unes qui ne sont pas hermaphrodites.

a. DI-MONÉCIE. Les fleurs du même pied sont de deux sortes.

* ***Andro-monécie*** Darwin. Fleurs ☿ et ♂ : *Veratrum album.*

** ***Gyno-monécie*** Darwin. Fleurs ☿ et ♀ : *Parietaria officinalis.*

*** ***Agamo-monécie.*** Fleurs ☿ et neutres : *Viburnum Opulus.*

**** ***Monécie proprement dite*** ou ***Androgynie*** Linné. Fleurs ♂ et ♀ : *Cucurbita Pepo.*

b. TRI-MONÉCIE. Les fleurs du même pied sont de trois sortes.

Poligamie monoïque Darwin. Fleurs ☿, ♂ et ♀ : *Saponaria ocymoides.*

II. INDIVIDUS PLÉOMORPHES. Plusieurs sortes d'individus différant par leurs fleurs.

A. *HÉTÉROMÉSOGAMIE*. Les individus diffèrent par le mode de fécondation des fleurs.

a. Auto-allogamie. Individus adaptés, les uns surtout à l'autogamie, les autres surtout à l'allogamie : *Viola tricolor*.

Homo-dichogamie nobis (non Delpino). Individus les uns homogames, les autres dichogames : *Ajuga reptans*.

b. Anémo-entomophilie. Individus adaptés, les uns plutôt à la pollination par les Insectes, les autres plutôt à la pollination par le vent : *Plantago media*.

Di-entomophilie. Individus adaptés, les uns plutôt à un groupe d'Insectes, les autres à un autre : *Iris Pseudo-Acorus*.

B. *HÉTÉROSTYLIE* Hildebrand. Les individus diffèrent par la position des organes sexuels, dans l'espace ; l'union entre individus de sorte différente est nécessaire pour la fécondité complète.

a. Hétérodistylie. Deux sortes d'individus, les uns à fleurs macrostyles, les autres à fleurs microstyles : *Primula elatior*.

b. Hétérotristylie. Trois sortes d'individus à fleurs respectivement macrostyles, mésostyles et microstyles : *Lythrum Salicaria*.

C. *HÉTÉRODICHOGAMIE*. Les individus diffèrent par l'ordre de maturation des organes sexuels, dans le temps : *Juglans regia*.

D. *POLYÉCIE*. Les individus diffèrent par le sexe.

a. Diécie. Les individus sont de deux sortes.

* ***Andro-diécie*** Darwin. Fleurs ☿ sur un pied, ♂ sur l'autre : *Dryas octopetala*.

** ***Gyno-diécie*** Darwin. Fleurs ☿ sur un pied, ♀ sur l'autre : *Thymus Serpyllum*.

*** ***Diécie proprement dite*** Linné. Fleurs ♂ sur un pied, ♀ sur l'autre : *Salix caprea*.

b. Triécie ou Polygamie trioïque Darwin. Fleurs ☿ sur un pied, ♂ sur un autre, ♀ sur un troisième : *Fraxinus excelsior*.

récentes, à l'état anémophile (*Artemisia*, *Xanthium*, *Fraxinus*, *Poterium*) et quelques plantes hermaphrodites sont redevenues diclines (*Melandryum*). Nous pouvons jusqu'à un certain point en comprendre les causes : les premières attiraient trop peu d'Insectes pour qu'ils les fécondassent régulièrement, les dernières en attiraient au contraire assez pour que toute possibilité d'autogamie leur fût superflue.

Non seulement la métamorphose d'une espèce anémophile en entomophile, ou réciproquement, est possible, mais chacun peut encore l'observer facilement de nos jours. Les Saules, par exemple, sont sur la limite entre les plantes adaptées au vent et les plantes adaptées aux Insectes. Ils tiennent des premières l'absence de périanthe coloré, la diclinie sans traces d'organes du sexe qui manque dans chaque fleur; des secondes, ils ont le pollen cohérent, un certain parfum, la sécrétion abondante de nectar et les visites des Insectes à profusion (1). En outre, quoique dioïques, ils montrent des tendances vers la monécie, comme nous l'avons observé à plusieurs reprises avec notre ami le Dr Bamps; et d'autres botanistes ont déjà souvent signalé chez ces plantes la transformation des organes mâles en organes femelles ou vice versa (2). — La Rhubarbe (*Rheum Rhaponticum*) est, suivant les observations concordantes de Axell et Darwin (3), dans un état de transition assez analogue aux Saules.

(1) H. Müller, *Op. cit.*, p. 149.

(2) Alf. Wesmael, *Transformation des étamines en carpelles chez le Salix caprea* (*Bulletin de l'Académie royale des Sciences*, Bruxelles, 1863, p. 332). — H. Müller, *Umbildung von Ovarien in Staubgefässe bei Salix* (*Botanische Zeitung*, 1863, p. 843). — Schlechtendal, *Beobachtungen über Blüthenmissbildungen an Salix caprea* (*Jahresbericht des Vereins für Naturkunde zu Zwickau*, 1875, p. 112).

(3) Axell, *Op. cit.*, p. 57. — Darwin, *The Effects of Cross and Self-Fertilisation*, p. 401.

Il en est encore ainsi des Euphorbiacées. Nous avons, par exemple, vu dans nos dunes l'*Euphorbia Paralias* fréquemment visité par de petits Hyménoptères et des Diptères; et l'on sait que des genres voisins sont tout à fait anémophiles : *Mercurialis*, *Acalypha*, etc. Une transition semblable se retrouve chez les Sanguisorbées : le *Poterium*, anémophile, produit une quantité de pollen dans ses nombreuses étamines longuement exsertes que le vent fait constamment osciller, ses stigmates en forme de pinceaux s'étalent, prêts à arrêter quelques grains du pollen pulvérulent; il est monoïque ou polygame monoïque et ses capitules sont verdâtres; — tandis que le *Sanguisorba*, genre pourtant si affine, est entomophile, ne possède que quatre étamines qui ne dépassent pas le calice et sur lesquelles le vent n'a pas d'action, son stigmate est dilaté et indivis, ses fleurs sont hermaphrodites et d'un pourpre foncé. L'antithèse est complète et cependant la parenté est intime : ce sont là deux genres, frères l'un de l'autre, et que Scopoli réunissait même en un seul. On voit comme toutes ces particularités de structure que l'on ne songeait pas à comprendre il y a quelques années, parlent un langage intelligible et clair, pour peu que l'on se place au point de vue transformiste. Nous pensons de même que le *Fraxinus excelsior* L., avec ses fleurs qui paraissent avant les feuilles de façon à donner plus de prise au vent, et qui n'ont ni calice, ni corolle, est certainement anémophile, alors que l'espèce voisine, *Fraxinus Ornus* L., doit être entomophile avec ses fleurs munies d'un calice et d'une corolle blanche, odorante, et dont l'anthèse ne devance pas la feuillaison.

Mais des faits analogues peuvent s'observer encore chez une famille dont les représentants abondent par-

tout. Cette famille se recommande à l'étude, autant par cette circonstance que par la forme nettement intermédiaire de sa structure florale : les Plantaginées. La plupart des espèces de ce groupe sont anémophiles, mais il y en a chez lesquelles on voit subsister certains caractères entomophiliques (1) : le *Plantago lanceolata,* le *P. major* sont dans le premier cas, le *P. media* est dans le second.

Delpino a d'abord signalé la chose, puis H. Müller s'en est occupé (2); nous avons nous-mêmes fait de nombreuses observations à ce propos et nous ne pouvons que confirmer, dans l'ensemble, ce qu'en ont dit ces deux savants. Il est certain, comme on va le voir, que les Plantaginées sont en voie de transformation; mais faut-il les regarder comme des entomophiles devenues récemment anémophiles, ou bien sont-ce au contraire des anémophiles en train de s'adapter aux Insectes? Delpino et Müller soutiennent cette dernière opinion; toutefois l'autre nous semble plus probable. On a discuté énormément et on discute encore sur les affinités des Plantaginées. Un article de F. von Müller (3) énumère la plupart des opinions discordantes émises sur ce sujet, et Bentham et Hooker, dans leur *Genera Plantarum*, montrent bien la perplexité où ce groupe met les botanistes, car ils le placent tout seul, séparé des autres familles, avec cette remarque : « Ordo nulli prope accedit ». F. von Müller, dans la notice que nous venons de citer, propose un rapprochement entre les Plantaginées et les Loganiacées : ce n'est pas ici le lieu de discuter cette idée, mais nous

[(1) Actuellement on ne considère pas que ce soient là des caractères entomophiliques qui *subsistent*, on admet plutôt que ces dernières espèces retournent secondairement à l'entomophilie après avoir été anémophiles.]

(2) *Die Befruchtung der Blumen*, pp. 342-345.

(3) *Journal of Botany*, 1876, pp. 340-342.

dirons seulement que l'orientation de la fleur et de ses parties nous semble la réfuter sans réplique. Le rapprochement des Plantaginées avec le groupe des Labiatiflores Bartl., déjà indiqué par Braun, Hanstein, Miquel, Grenier et Godron, Le Maout et Decaisne et d'autres, et dont Eichler s'est fait l'avocat dans son bel ouvrage « *Blüthendiagramme* », nous paraît le plus rationnel. En somme, que l'on ajoute deux étamines au diagramme d'une Véronique et l'on a le diagramme d'un Plantain. Dès lors, si la tétramérie des *Plantago* est due, comme celle des Véroniques, à la suppression d'un membre dans une fleur construite sur le type 5, si ces plantes sont les descendantes plus ou moins dégénérées des Verbénacées ou de quelque groupe entomophile analogue, il faut nécessairement admettre que, délaissées par les Insectes, elles sont retournées par degrés à l'anémophilie (1). Celles de leurs variations qui les adaptaient de plus en plus à la pollination par le vent constituaient pour elles des avantages, ont été préservées par sélection naturelle et se sont fixées, — ou plutôt sont en train de se fixer, puisque cette métamorphose n'est pas encore complète chez toutes les espèces. Le *Plantago media*, par exemple, présente encore (2) quelques caractères entomophiliques : il peut aussi bien être fécondé par le vent que par les Insectes. Ses fleurs ont une corolle blanche et répandent un faible parfum. Son pollen est très légèrement cohérent. Nous avons observé certains pieds dont les filets staminaux ne mesurent que 6 millimètres, sont peu mobiles et ont une charmante teinte rose mauve, ainsi que leurs

(1) Ceci était écrit lorsque nous avons vu avec plaisir que Kuntze (*Schutzmittel der Pflanzen*, 1877, p. 63) était arrivé de son côté à la même conclusion.

[(2) Voyez note 1, p. 160.]

anthères : c'est la forme *B* de H. Müller (*loc. cit.*). D'autres pieds sont plus facilement fécondables par le vent, car leurs filets ont plus de 10 millimètres de longueur et sont plus oscillants; en même temps la nuance rose des étamines a disparu et se trouve remplacée par une teinte blanche (forme *A* de H. Müller). Le *Plantago lanceolata,* au contraire, est clairement anémophile : il n'a pas d'odeur, sa corolle scarieuse, peu voyante, est d'un brun verdâtre, ses filaments staminaux sont frêles, et il suffit de souffler, fût-ce le plus doucement possible, sur un épi conservé quelque temps à l'abri du vent pour faire trembloter les étamines et pour voir s'envoler un nuage jaune de pollen.

Ce qui confirme l'opinion que les *Plantago* ont pu se transformer comme nous le soutenons, c'est qu'aujourd'hui encore ce genre est éminemment variable dans tous les sens. Bentham et Hooker disent de lui : « in hoc genere quam maxime variabili, nec sectiones nec species limitibus certis definiri possunt », et voici, à l'appui, quelques observations que nous avons faites. Le *Plantago major* varie au delà de toute idée dans ses diverses dimensions. Les exemplaires qui constituent la variété *nana* de Trattinnick portent au plus une dizaine de fleurs; et un pied trouvé par nous au bois de la Cambre, près de Bruxelles, s'élève à 75 centimètres, dont plus de 40 reviennent à l'épi, celui-ci comprenant plus de 350 fleurs, soit, pour les 7 épis de la plante observée, environ 2,500 fleurs — 250 fois plus que dans la variété *nana*. — Le *Plantago lanceolata* n'est pas moins variable. Différents exemplaires recueillis côte à côte dans le même champ de Trèfle, avaient des hampes de 85, 80, 63, 55, 45, 35, 18 centimètres (depuis le sol jusqu'au sommet de l'épi); l'épi était tantôt complètement sphérique, tantôt ovoïde, tantôt

longuement cylindrique; il mesurait depuis 8 millimètres jusqu'à 57, 68 et même exceptionnellement 75 millimètres de long. Le diamètre de la hampe allait de 1 à 3-4 millimètres, et sa surface était parfois très profondément cannelée, parfois presque cylindrique, — quoi qu'en disent la *Flore des environs de Paris* de Cosson et Germain, ainsi que plusieurs autres ouvrages (1). Les filets des étamines dépassaient la corolle de 5 à 6 millimètres, et les anthères, habituellement larges de plus de 1 - 1 1/2 millimètre, n'avaient sur certains pieds que 1/2-3/4 millimètre environ — ce qui les rend identiques à celles du *Plantago media*. Les feuilles qui sont d'ordinaire assez larges n'ont quelquefois pas plus de 7 millimètres comme largeur maximum. La soudure des deux sépales antérieurs est plus ou moins complète; le calice est tantôt glabre, tantôt plus ou moins velu; le style est entier ou bifide à son extrémité; le nombre des ovules peut être supérieur à deux. Enfin, ce ne sont pas seulement les caractères morphologiques, mais aussi les caractères physiologiques qui varient d'une manière très marquée (2) : la protérogynie est parfois si accusée que les fleurs de la base de l'épi sont encore dans le stade femelle lorsque celles du sommet s'épanouissent, de sorte que tout l'épi est exclusivement femelle pendant quelque temps; d'autres fois les fleurs de la base ont déjà atteint la phase mâle quand celles du sommet s'ouvrent et entrent dans la phase femelle. Chaque fleur, en particulier, est ordinairement protérogyne brachybiostigmatique, c'est-à-dire que l'autogamie y est impossible;

(1) En revanche, il arrive que le *Plantago media* offre des traces de cannelures.

(2) C'est bien certainement à tort que de Quatrefages (*Espèce humaine*, p. 72) soutient que les caractères physiologiques ne varient pas à l'état sauvage.

mais il arrive aussi qu'elle soit protérogyne macrobiostigmatique (1). Comme corollaire à ces variations dans l'intensité de la protérogynie, on observe que la portion exserte du style adulte est tantôt de 16 millimètres, tantôt de moins de 1 millimètre.

§ 10

Conclusion

Les liens qui unissent le monde végétal et le monde animal sont multiples et compliqués. Il y a tout d'abord cette relation fondamentale entre les deux règnes qui rend l'un inconcevable sans l'autre et qu'on peut résumer ainsi : les sommes algébriques des réactions chimiques chez les animaux et chez les végétaux sont de signes contraires ; oxydation et destruction de matière organique, d'une part, réduction et synthèse organique, de l'autre. Mais il existe d'autres relations plus directes, plus immédiates, qui, sans avoir cette portée universelle, n'en sont pas moins intéressantes. De ce nombre sont les rapports des plantes avec les Insectes et des Insectes avec les plantes, qui peuvent occasionner, de part et d'autre, profit ou dommage. Les Insectes, en effet, dévorent les plantes ou leur font du tort ; les plantes font du tort aux Insectes (plantes parasites de certains Insectes, plantes vénéneuses) ou même les capturent et s'en nourrissent (plantes insectivores). Mais, d'un autre côté, les végétaux rendent service aux Insectes en leur fournissant la nourriture et le gîte, en échange de quoi les Insectes rendent service aux plantes, soit qu'ils les défendent contre d'autres Insectes

(1) Le *Plantago media* est généralement moins protérogyne que le *P. lanceolata*.

plus nuisibles, soit qu'ils leur procurent les immenses bienfaits de la pollination allogamique. C'est de ce dernier point que nous nous sommes occupé dans le présent travail, en donnant un aperçu des belles recherches récemment publiées et en exposant quelques observations personnelles.

La science moderne n'a-t-elle pas atteint un résultat bien important et bien digne d'intérêt en parvenant à expliquer le comment et le pourquoi de presque tous les détails des fleurs? S'il existe dans la nature des corolles magnifiques ou bizarres, brillantes de couleur et remplissant l'atmosphère de leur parfum, c'est, nous l'avons vu, aux Insectes et à quelques Oiseaux que nous le devons indirectement. Si les Insectes ailés disparaissaient de l'Europe, les plantes qui se transformeraient graduellement en anémophiles ou en cléistogames pourraient seules échapper à l'extinction : ce n'est point là une affirmation téméraire. Une région où les Mouches, les Abeilles, les Guêpes, les Papillons, les Colibris font défaut, ne peut avoir qu'une flore triste et monotone, privée de senteurs et de teintes vives. Tel est le cas, par exemple, de la Terre de Kerguelen.

Tout cela n'est point hypothèse. Ce sont des faits, c'est de la science véritable et du meilleur aloi. Un regard jeté en arrière sur ce que nous avons essayé d'exposer nous convaincra que l'édifice est solide et que nous n'avons point à craindre de voir le sol se dérober sous nos pieds. La *variation* et l'*hérédité* sont de grands faits, tellement universels qu'ils sont familiers à tout le monde, tellement certains que nul ne saurait les révoquer en doute (1). La *lutte pour l'exis-*

[(1) Voir L. Errera, *Leçon élémentaire sur le Darwinisme.*]

tence et la *survivance des plus aptes* « se présentent comme inévitables et leurs conséquences se déroulent avec quelque chose de nécessaire et de fatal qui rappelle les lois du monde inorganique » : c'est un énergique adversaire du transformisme qui le reconnaît (1). Elles résultent forcément de ce que tous les êtres tendent à se multiplier d'une manière indéfinie, quoique l'espace habitable et les ressources alimentaires soient limités. Enfin, les *avantages du croisement,* son heureuse influence sur la vigueur et la fertilité des descendants, sont démontrés par l'expérimentation. N'est-ce point sur cette quadruple base que repose, inébranlable, la théorie nouvelle de la morphogénèse florale? Du jour où pour la première fois un Insecte a butiné dans une fleur et en a effectué la fécondation allocarpique, toute variation qui favorisait les visites de l'Insecte et le croisement de la plante a dû être fixée héréditairement par survivance des plus aptes dans la lutte pour la vie. Est-il possible d'échapper à cette conclusion? Et ne voit-on pas que par la fixation des variations utiles, l'une après l'autre, par l'addition progressive d'un détail nouveau à la somme des détails déjà acquis, les fleurs ont dû se compliquer et atteindre peu à peu, pendant les centaines de mille ans qui nous séparent de la fin de l'époque primaire, ce haut degré de perfection que nous admirons aujourd'hui chez un grand nombre d'entre elles?

Il ne serait cependant pas exact de croire que, dans la structure florale, tout résulte de l'adaptation à des Insectes fécondateurs. Il y a telles dispositions qui servent à écarter les hôtes gênants; à protéger le nectar, le pollen ou l'ovaire contre

(1) QUATREFAGES, *Espèce humaine*, 1877, pp. 68-69.

les intempéries; à préparer la dissémination des graines; etc., etc. La structure et le fonctionnement d'une fleur quelconque — et plus généralement de toute portion d'être organisé — sont les résultantes de composantes nombreuses, qui s'enchevêtrent, qui s'ajoutent les unes aux autres ou s'entre-détruisent plus ou moins complètement. Ces composantes variées à l'infini, on pourrait, nous semble-t-il, les répartir provisoirement en cinq groupes, suivant leur complication de plus en plus grande :

1. *Lois fondamentales de la matière,*
2. *Lois de croissance,*
3. *Hérédité purement conservative,*
4. *Hérédité avec sélection naturelle,*
5. *Variations accidentelles.*

Dans l'état actuel de la science, ces cinq classes de phénomènes ne sont pas encore réductibles à des phénomènes plus simples et notre analyse s'arrête lorsque nous avons tout rattaché et ramené à l'un ou à l'autre de ces faits généraux.

1. Certains caractères de structure et de fonctionnement ne sont que l'expression nécessaire des lois mathématiques, physiques, chimiques, mécaniques, qui régissent l'architecture des cellules vivantes aussi bien que celle des molécules inertes. Tels sont la forme des cristaux, des cristalloïdes, des grains d'amidon; l'aspect hexagonal des cellules entourées de toutes parts de cellules égales, les réactions chimiques dont les cellules sont le siège, etc. Ces caractères-là sont les plus généraux de tous.

2. Il y a des caractères qui, sans pouvoir être rattachés jusqu'ici aux lois fondamentales de la matière, proviennent de certaines lois encore très générales,

qui règlent la croissance des corps organisés. La régénération, chez les êtres inférieurs, des parties amputées, les phénomènes de variation corrélative, de balancement organique, etc., rentrent dans ce groupe. [Il en est de même des phénomènes qui sont dus à l'action *directe* des agents externes (lumière, chaleur, pesanteur, électricité) sur l'être vivant.] Comme exemple de « balancement », on peut citer la disparition des organes sexuels chez les fleurs périphériques très agrandies de certaines Composées.

3. D'autres caractères ne se présentent chez un être donné que parce qu'ils lui ont été transmis à travers une longue suite d'ancêtres. Telles sont, par exemple, chez beaucoup de fleurs de Dicotylédones, la pentamérie, l'existence de quatre ordres de feuilles florales — calice, corolle, androcée, gynécée; — telle est aussi la présence d'organes rudimentaires. Ces caractères sont encore l'apanage commun de vastes groupes d'espèces.

4. Il existe ensuite des caractères qui sont de date moins ancienne dans l'histoire de l'espèce et qui ne lui viennent pas de ses aïeux. Ceux-là résultent de variations qui se sont récemment fixées par sélection naturelle, parce qu'elles se trouvaient être utiles dans le combat pour la vie. S'agit-il d'une fleur, par exemple, nous rangerons parmi ces caractères tous ceux qui différencient son mode de fécondation de celui de ses congénères, etc. Bref, ce sont, par excellence, les caractères d'adaptation.

5. Enfin un individu quelconque se distingue toujours des autres individus de la même espèce par certains détails secondaires. Ils sont l'effet de variations accidentelles, dont l'origine est encore très

obscure dans la plupart des cas. Les particularités individuelles ne sont pas le résultat direct des conditions extérieures, comme on le croit assez souvent : car le milieu extérieur provoque d'ordinaire, en se modifiant, le phénomène de la variation, d'une manière générale, mais non telle variation déterminée (1). Nous réunissons donc sous le nom de variations accidentelles, toutes ces composantes, mal étudiées encore, qui produisent ce qu'il y a de plus vague, de plus fluctuant, de plus insaisissable chez un être : ses caractères individuels.

Remarquons-le en passant, les caractères des êtres vivants nous apparaissent avec un cachet de nécessité de moins en moins prononcé, à mesure que les causes qui les déterminent sont plus complexes : les caractères qui dépendent du premier groupe de phénomènes nous font l'impression d'être absolument fatals, et ceux qui dépendent du dernier semblent tout à fait capricieux.

En présence de ce conflit de causes dont chaque individu est la résultante, on conçoit que souvent nous ignorions à laquelle de ces causes tel ou tel détail de structure ou de fonctionnement doit être rapporté. Mais ce que nous savons bien, c'est que tout, dans un être vivant, depuis son port, son aspect d'ensemble, et ses adaptations les plus exquises, jusqu'au groupement invisible des molécules de son protoplasme, peut s'expliquer soit comme variation individuelle, soit comme effet direct de la survivance des mieux adaptés, soit comme héritage transmis d'espèce en espèce, soit comme conséquence de lois dont l'origine plus ou moins immédiate est dans les propriétés élémentaires

(1) Voyez pp. 42-43.

de la matière. — Nulle part dans la nature, il n'y a de place pour les causes finales. Nulle part dans la science, les causes finales ne peuvent être admises. Dire que l'œil a été construit pour voir ou que tel Insecte a été créé pour féconder telle plante, cela ne fait point avancer nos connaissances d'un pas. Les adaptations imparfaites, les organes rudimentaires et mille autres faits se dressent contre les causes finales comme autant d'objections insurmontables. Mais quand bien même nous oublierions ces faits, quand même nous négligerions ces objections, à quoi peut nous servir l'interprétation finaliste? A rien, sinon à gazer notre ignorance — ce qui est une raison de plus pour la condamner.

Il faut nous demander, en finissant, quelle portée a l'étude de la fécondation des fleurs par les Insectes. Elle a révélé une foule de faits imprévus et son influence s'étend sur la physiologie végétale, la morphologie, la géographie des plantes et celle des Insectes. Mais ce qui lui assure un rang élevé, c'est qu'elle accroît considérablement notre savoir théorique; elle contribue à la solution du problème des problèmes : comprendre la nature. — Obstacles de tout genre qui entravent l'autogamie, complication et beauté des fleurs, sécrétions sucrées, coloris brillant, odeurs pénétrantes, restent autant d'énigmes si nous ne les rattachons pas aux avantages du croisement et aux visites des Insectes. L'étude que Sprengel a inaugurée et à laquelle le darwinisme a donné sa vraie impulsion scientifique, jette une lumière inattendue sur quelques mailles du gigantesque réseau d'actions et de réactions réciproques du monde organisé : de là toute sa valeur et sa portée philosophique.

Pour achever le programme que nous nous sommes donné dans ce travail, il nous reste à examiner plus spécialement l'hétérostylie et à faire connaître les résultats de nos observations sur le *Primula elatior*. Nous espérons aider à éclaircir, par là, les détails de structure des deux formes de cette espèce; prouver qu'il existe des caractères hétérostyliques secondaires, à peu près comme il existe des caractères sexuels secondaires; que l'on peut constater directement dans la nature le transport du pollen de l'une à l'autre forme de Primevère; que la forme macrostyle est légèrement plus voyante que la forme microstyle, et que l'homme même paraît involontairement tenir compte de cette faible différence, etc.

C'est ce qui fait l'objet de la deuxième et de la troisième partie de notre travail (1).

[(1) Voir la planche à la suite de ce travail et : *Sur les caractères hétérostyliques secondaires des Primevères.*]

Liste de quelques termes spéciaux employés dans ce travail, avec renvoi aux pages où ils sont expliqués.

Adynamandrie 56-57
Agamo-monoïque 139
Allocarpie 51
Allogamie 51
Andro-dioïque 146
Andro-monoïque 138
Anémo-entomophile . . . 142
Anémophile. 80
Auto-allogamie 140
Autocarpie 51
Autogamie 51
Brachybiostémone. . . . 118
Brachybiostigmatique. . . 119
Chasmo-cléistogame . . . 136
Chasmogame 61, 87
Cléistogame. 61, 88
Dichogamie *Sprengel et plur. auct.* (*non Delpino*) . . . 117
Dichogamie *Delpino* . . . 52
Di-entomophile. 142
Di-monoïque 138
Dithèque . . . . . (note) 123
Drosophile 81
Entomophile 80
Fécondation. 50
Gamètes (terme appliqué par STRASBURGER aux zoospores qui s'accouplent) . . . 155
Gitonocarpie 51
Gitonogamie 51
Gyno-dioïque 146
Gyno-monoïque 138
Hercogame 113
Hétérocline (eteroclinico). . 52
Hétérodichogamie 144
Hétérodistylie 144
Hétéromésogamie 140
Hétérostylie. 70, 143
Hétérotristylie 144
Homocéphale (omocefalo) . 52
Homocline (omoclinico) . . 52
Homo-dichogamie *nobis* (*non Delpino*) . . . . (tableau) 156
Homo-dichogamie *Delpino* . 140
Homogamie *Sprengel et plur. auct.* (*non Delpino*) . . . 117
Homogamie *Delpino* . . . 52
Hydro-anémophile. . . . 143
Hydro-entomophile . . . 143
Hydrophile 80
Isostyle 70
Macrobiostémone 119
Macrobiostigmatique . . . 119
Macrostyle 143
Malacophile 80
Mésostyle 144
Microstyle 143
Monothèque. . . . . (note) 123
Nectarosème 99
Ornitho-entomophile . . . 143
Ornithophile 80
Pollination, polliner . . . 50
Polygame monoïque . . . 139
Polygame trioïque. . . . 151
Protérandrie 117
Protérogynie 117
Thèque . . . . . (note) 123
Tri-monoïque 138
Vexillaire 98
Xénocarpie 51
Xénogamie 51
Zoïdiophile 80

APPENDICE

Pentastemon gentianoides et *Pentastemon Hartwegi*

SOMMAIRE

Structure des variétés de Pentastemons observées. — Mode de fécondation et Insectes fécondateurs. — Cause de la préférence des Insectes pour la forme mauve. — Cas de la variété blanche. — Effets ultérieurs de la préférence des Insectes et transformation du *Pentastemon Hartwegi* par sélection naturelle. — Travaux de Delpino, Ogle et Kerner. — Sur la définition du mot *fonction*. — Fonctions du staminode. — Examen morphologique des Pentastemons : comparaison entre les Scrophulariacées et les Solanacées. — Pélories et organogénie des Pentastemons. — Leurs caractères de transition et leur variabilité. — Les Scrophulariacées descendent probablement de certaines Solanacées. — Nature des staminodes en général et structure de celui des Pentastemons. — Rapports entre la pubescence du staminode et celle des étamines. — Faits tératologiques. — Influence de la lumière sur la matière colorante des Pentastemons. — Observations sur les mœurs des Insectes fécondateurs. — Résumé et conclusions.

Structure des variétés de Pentastemons observées

Les Pentastemons sont des Scrophulariacées remarquables à plusieurs égards. Peut-être ne sera-t-il pas tout à fait sans intérêt de rapporter d'une façon assez complète les observations que nous avons faites sur ces plantes. Nous examinerons d'abord leurs fleurs à un point de vue physiologique, celui de leur fécondation, et nous présenterons ensuite quelques considérations morphologiques, à propos de leur structure, de leurs affinités et de leurs anomalies. Enfin cette note se termine par des détails relatifs aux mœurs des Insectes qui les visitent.

Nos recherches ont porté sur cinq variétés, que nous distinguerons par la couleur de leurs fleurs : *rouge écarlate* et *rouge foncé* à tube strié intérieurement de

rouge, *rose vif* à tube blanchâtre uni, *blanc* avec des traces de rose, et *mauve violacé*. Les trois premières appartiennent au *Pentastemon Hartwegi* Benth. (*P. gentianoides* Lindley et Hortul., non G. Don); la dernière, au vrai *P. gentianoides* G. Don. La variété blanche, tout en rentrant probablement dans l'espèce *Pentastemon Hartwegi*, se rapproche par certains caractères du *P. gentianoides*. La distinction entre ces deux espèces n'est peut-être pas aussi absolue que le croyait BENTHAM.

Dans le jardin des environs de Bruxelles où nous avons pu à loisir étudier ces fleurs, elles sont très fréquemment visitées par des Insectes. Ce sont presque tous Diptères et Hyménoptères qui y sucent le nectar et opèrent, comme on verra, la pollination allogamique. Mais un fait extraordinaire éveilla notre attention et nous fit entreprendre nos recherches : ces Insectes butinent A TRÈS PEU PRÈS EXCLUSIVEMENT dans les corolles de la forme mauve. Pourquoi une préférence si marquée? En examinant attentivement la fleur chez les diverses variétés et en observant les Insectes, nous obtiendrons, pensons-nous, la solution de ce problème.

Les fleurs sont dirigées plus ou moins horizontalement. Les panicules qu'elles forment sont amples et assez étalées chez la variété *écarlate*, la *rouge foncé*, la *rose* et la *blanche;* un peu plus rétrécies, plus denses, plus ou moins unilatérales chez la forme *mauve*. Le calice offre à peine une tendance à être bilabié. Il a cinq sépales courts, presque égaux : deux inférieurs un peu plus grands et généralement verts, trois supérieurs un peu plus petits et souvent plus violacés.

La corolle les dépasse longuement. Elle est tubuleuse-infundibuliforme dans son ensemble. Nettement ventrue chez la forme *mauve* (*Pentastemon gentianoides*) et rappelant ainsi de loin notre Digitale pourprée, assez

ventrue encore chez la variété *blanche*, elle ne l'est plus guère chez les trois autres (*Pentastemon Hartwegi*) où elle atteint une grande longueur et va s'élargissant d'une manière presque insensible, depuis la base jusqu'au sommet. Son limbe présente deux lèvres : la supérieure à deux lobes, l'inférieure à trois lobes un peu plus grands et plus profondément séparés. Mais cette structure bilabiée qui est si évidente chez l'espèce *mauve* (quoiqu'elle y soit bien moins accentuée que chez d'autres Pentastemons, le *Pentastemon gracilis* Nuttall, par exemple), ne l'est déjà plus tout autant chez la variété *blanche* et la variété *rose*, et n'apparaît plus que faiblement chez la variété *rouge foncé* et la variété *rouge écarlate;* à tel point qu'il n'est pas très rare de voir chez celles-ci des fleurs à limbe régulier. C'est surtout la variété *rouge écarlate* qui présente ce phénomène dont nous reparlerons plus loin.

Des cinq étamines qui s'insèrent sur la corolle, alternent avec ses divisions, et ont valu au genre le nom de *Pentastemon* — l'une est stérile et ne porte pas d'anthère normale, les quatre autres sont fertiles, didynames. Parmi celles-ci, les deux supérieures, plus courtes, ont la base du filet fortement élargie et renflée. Cet épaississement succulent constitue le nectaire; il est vert et lisse sur sa face périphérique qui est appliquée contre la corolle et sécrète un liquide très sucré, le nectar. Le nectar se rassemble au fond de la corolle et les Insectes en sont extrêmement friands. Quand il fait chaud et que le soleil luit, la sécrétion est fort abondante, tandis qu'elle devient minime ou même nulle sous l'influence d'un temps humide et couvert quelque peu prolongé (1). Les deux étamines infé-

(1) Darwin (*The Effects of Cross and Self-Fertilisation*, p. 442) est, de son côté, arrivé à la même conclusion au sujet d'autres plantes.

rieures ont le filet égal sur toute sa longueur et non nectarifère; elles sont plus longues que les deux supérieures. Une portion de leur filet — le tiers inférieur environ, mais ce chiffre est sujet à varier notablement — reste soudée au tube de la corolle.

Quant au staminode, il naît entre les deux étamines nectarifères, c'est-à-dire qu'il répond à l'intervalle laissé entre les deux divisions de la lèvre supérieure. Son filet n'est pas épaissi et ne produit pas de nectar. A sa base, il est soudé à la corolle, mais *sur une longueur qui diffère chez les cinq variétés observées;* puis, brusquement, il s'incurve, s'infléchit vers le bas, traverse obliquement le tube de la corolle et vient reposer sur la lèvre inférieure, de façon que son extrémité libre corresponde au lobe moyen de la lèvre. Cette extrémité est élargie, aplatie en spatule, tronquée; sa surface supérieure est glabre chez la forme *mauve*, elle est faiblement hérissée de villosités blanchâtres, qui sont très courtes chez la variété *blanche*, et ordinairement un peu plus longues (de 1/7 de millimètre à 1 1/2 millimètre) chez les trois autres variétés.

L'ovaire enfin est conique, terminé par un style simple qui subit à sa naissance une légère courbure vers le haut, passe, soit à droite, soit à gauche, tout contre le staminode et va s'appliquer le long de la lèvre supérieure, à la place que celui-ci occuperait, s'il n'était déjeté inférieurement comme nous venons de le décrire.

Mode de fécondation et Insectes fécondateurs

Le *Pentastemon gentianoides* et le *P. Hartwegi* sont tous deux nettement protérandriques. Par suite d'une courbure remarquable des filets staminaux (fort ana-

logue à ce que présentent le *Digitalis purpurea* et d'autres Labiatiflores), les quatre anthères sont ramenées ensemble sous la lèvre supérieure; elles s'ouvrent l'une après l'autre, avant que le stigmate soit nubile. Les Insectes, dès cette première période, pénètrent dans la fleur afin d'en sucer le nectar qui se rassemble contre l'ovaire au fond de la corolle : ils ne peuvent manquer de se couvrir le dos de pollen, pourvu qu'ils soient assez gros pour remplir toute la cavité florale. Le sommet du style est d'abord absolument droit et n'arrive pas en contact avec le pollen. A l'époque de la déhiscence des deux dernières anthères, il commence à se recourber vers le bas; mais les visites des Insectes ont, en général, enlevé déjà tout le pollen de la fleur, quand cette inflexion est complète (1). A cette seconde période, l'extrémité du style est courbée à peu près à angle droit et présente son stigmate capité, qui est entier ou obscurément bilobé, au milieu même des anthères privées de leur pollen. C'est alors seulement que la surface stigmatique développe tout à fait ses papilles et devient humide. Le gros Diptère ou l'Hyménoptère qui viendra à présent butiner cette fleur, touchera donc le stigmate visqueux précisément avec la portion de son dos qui s'est chargée de pollen dans les fleurs moins avancées; il effectuera, presque inévitablement, la pollination allogamique : tantôt la gitonogamie, tantôt la xénogamie. L'autogamie intervient seulement d'une manière succédanée. Elle n'est possible que si l'absence ou le peu de fréquence des

(1) L'étude de la courbure tardive du style, chez beaucoup d'espèces protérandriques, rend quelque peu sceptique sur la valeur de certains caractères. Si l'on signale, par exemple, chez un genre, son « stylus elongatus... apice valde incurvus » (Bentham et Hooker, *Genera Plantarum*, II, p. 939, genus *Wightia*), cela pourrait bien provenir de ce que la fleur étudiée était protérandrique et parvenue à son second stade.

Insectes a laissé du pollen jusqu'à la maturité du stigmate : encore la position des organes sexuels rend-elle cette autogamie plus ou moins difficile.

Outre des Limaces et des Forficules qui en rongent les tissus, nous avons vu beaucoup d'Insectes visiter ces fleurs. C'étaient quelques petits Coléoptères; une seule fois un Papillon (le 26 octobre 1877); de petits Diptères (Culicides) et, en nombre très considérable, de gros Diptères (Syrphides) et des Hyménoptères. Mais ces deux derniers groupes jouent seuls un rôle efficace dans la fécondation des Pentastemons. Leurs représentants que nous y avons observés appartiennent probablement aux genres *Eristalis* (*Eristalis tenax L.*), *Apis* (*Apis mellifica L.*), *Bombus* et quelques autres Apides et Vespides; toutefois nous ne sommes pas absolument certain de ces déterminations.

A plusieurs reprises, nous avons pu examiner de près la manière dont ces Insectes puisent le nectar. Ils abordent sur la lèvre inférieure, pénètrent dans le tube de la corolle, posent leurs pattes à droite et à gauche du staminode et avancent ainsi jusqu'à ce que leur tête soit arrêtée par cet organe. Celui-ci traverse, nous l'avons vu, la cavité florale et s'insère supérieurement au fond du tube. L'Insecte ne peut plus avancer : une cloison médiane formée par le staminode et le style, lui barre le passage. Cette cloison lui laisse de chaque côté un étroit chemin vers le nectar, limité à la périphérie par les bases renflées des étamines nectarifères (1). Comme sa tête est bien trop grosse pour s'y insinuer, il y étend sa trompe et parvient ainsi à sucer

(1) En réalité, de ces deux petits conduits (« nettaropili » Delpino) qui mènent au nectar, l'un est bien plus praticable que l'autre; car le style et le staminode, n'étant jamais absolument au centre, masquent toujours un peu l'un des deux conduits.

le nectar. Il sort ensuite à reculons. Mais pour qu'il obtienne du nectar, il faut que la distance séparant le point d'incurvation du staminode, d'une part, et le fond du tube floral ou tout au moins la surface du liquide sécrété, de l'autre, soit plus petite que la longueur de sa trompe.

Comme nous l'avons dit en commençant, les Syrphides et les Hyménoptères, aux environs de Bruxelles, visitent presque exclusivement les fleurs de la forme mauve. Dans un parterre où les cinq variétés sont cultivées pêle-mêle, c'est une chose bien curieuse que de voir ces Insectes voler constamment, sans hésiter, d'une plante mauve à l'autre, en passant au-dessus des autres variétés comme si elles n'y étaient pas. Rarement nous les avons vus s'arrêter un moment auprès de celles-ci ou tenter de pénétrer dans leurs fleurs, puis repartir aussitôt sans y avoir butiné; et durant tout l'été, nous n'avons qu'à une seule occasion observé l'un d'entre eux butinant dans les fleurs rose vif, et un autre qui visita plusieurs fois de suite la variété blanche. En automne, les Insectes semblent un peu moins exclusifs, et il est probable que la rigueur de la saison et la rareté des fleurs les forcent à se contenter de ce qu'ils laissaient de côté quelques mois auparavant. C'est ainsi qu'en octobre une Abeille a été vue sur les fleurs rose vif et rouge écarlate : toutefois, même à cette époque de l'année, la forme mauve est *incomparablement* plus visitée que ses congénères.

Cause de la préférence des Insectes pour la forme mauve

Ce n'est ni le goût du nectar, ni son parfum, ni la couleur de la corolle qui produisent chez les Hymé-

noptères et les Syrphides cette sympathie particulière : l'observation suivante le prouve. Nous avons remarqué à diverses reprises que les Insectes butinent indistinctement les corolles tombées sur le sol, de quelque variété qu'elles soient : du moins avons-nous noté ce fait pour la variété écarlate, la variété rouge foncé, la variété rose et la variété mauve. Seulement les Insectes y puisent le nectar, non plus par l'ouverture supérieure de la corolle, mais bien en introduisant leur trompe par l'extrémité opposée. Il résulte de cela que si les *Eristalis*, les *Apis*, les *Bombus*, etc., ne fécondent que la forme mauve, ce n'est pas qu'ils dédaignent les autres variétés, mais seulement que la sécrétion sucrée est chez ces dernières plus ou moins hors de leur portée. Quel est donc l'obstacle qui les arrête? Si l'on se reporte à la description donnée plus haut de leur mode d'agir et de la structure des Pentastemons, on se convaincra que ce n'est pas la longueur de la corolle qui produit, par elle-même, la différence, puisque les Insectes y entrent tout entiers. Le diamètre du tube de la corolle ne peut pas non plus être invoqué : il est presque le même chez toutes les formes et, de plus, nous nous sommes assuré que toutes ces corolles sont suffisamment larges pour contenir la plupart des Insectes qui visitent la forme mauve. Le diamètre ne peut donc avoir qu'une influence secondaire et seulement pour quelques rares *Bombus* de grosse taille. Nous sommes amené ainsi, nécessairement, à conclure comme nous l'avons déjà laissé pressentir, *que la cause de beaucoup la principale, sinon la seule, qui détermine la préférence des Insectes, est l'inégale distance, chez les diverses variétés, entre le point où s'incurve le staminode et le fond de la corolle.* Cette distance représente la longueur de trompe nécessaire

pour puiser *tout* le nectar : elle est en moyenne de 13 millimètres chez la variété écarlate et chez la variété rouge foncé, de 12 1/2 millimètres chez la variété rose et de 8 millimètres chez la forme mauve (1). Quant à la distance qui sépare la surface du nectar du point où se courbe le staminode, elle mesure en moyenne 8 millimètres chez la variété rouge foncé et la variété rouge écarlate, 7 1/2 millimètres chez la variété rose et 4 millimètres seulement chez la forme mauve. Voici maintenant un exemple : une Abeille capturée sur ces plantes avait une trompe qui, tout à fait dépliée, mesurait de 7 à 8 millimètres; selon H. Müller, l'*Eristalis tenax* en a une de 7 à 8 millimètres aussi. Tous deux pouvaient donc *sucer presque complètement* le nectar de la forme mauve, *atteindre la surface* de celui de la variété rose et, à un degré moindre, de la variété rouge écarlate et de la variété rouge foncé. En été, les fleurs étant abondantes, ils ne visitaient que les nectaires qu'ils pouvaient vider sans trop de peine; en automne, la disette menace : aussi se contentaient-ils quelquefois d'une faible quantité du liquide.

Le tableau suivant renferme les moyennes de plus d'un millier de mesures que nous avons prises sur les Pentastemons. La première colonne donne la longueur totale de la corolle depuis son insertion jusqu'à l'extrémité de son lobe le plus proéminent; la seconde, la longueur du tube seul, sans les lobes, c'est-à-dire depuis l'insertion jusqu'au point où les deux lèvres se séparent; la troisième, le diamètre approximatif de l'entrée et de la région moyenne du tube. La quatrième colonne indique la distance du fond du tube au point où le staminode cesse d'être soudé à la corolle

(1) La variété blanche est ici omise pour des motifs exposés plus loin, p. 183.

VARIÉTÉS OBSERVÉES.	I. LONGUEUR TOTALE DE LA COROLLE.			II. LONGUEUR DU TUBE DE LA COROLLE.			III. DIAMÈTRE DU TUBE DE LA COROLLE.		IV. DISTANCE DU POINT D'INCURVATION DU STAMINODE AU FOND DU TUBE DE LA COROLLE.			V. DISTANCE DU POINT D'INCURVATION DU STAMINODE AU SOMMET DES NECTAIRES.		
	Moyenne.	Maximum observé.	Minimum observé.	Moyenne.	Maximum observé.	Minimum observé.	Entrée.	Région moyenne.	Moyenne.	Maximum observé.	Minimum observé.	Moyenne.	Maximum observé.	Minimum observé.
P. gentianoides mauve. .	38	40	31	27	29	26	11.3	10.5	8	9	6	4	5	3
P. Hartwegi (?) blanc . .	34	37	31	24	—	—	10.8	10	6.5	7	6	3.5	4	3
P. Hartwegi rose vif . .	47	50.5	41	36	39.5	34	10.5	9	12.5	14	11	7.5	9	6
P. Hartwegi rouge foncé .	54	59	47	41	44	38	11	10	13	15	11.5; dans un cas exceptionnel 9	8	9.5	6; dans un cas exceptionnel 5
P. Hartwegi rouge écarlate	55	60	47	42	46	38	11.5	10.5	13	15	11; dans un cas exceptionnel 9	8	10	6

et se recourbe vers le bas : cette colonne montre donc quelle longueur de trompe est suffisante pour épuiser complètement la provision de nectar ; tandis que la cinquième colonne fait connaître quelle longueur permet tout juste d'arriver à la surface du liquide, car elle représente la distance séparant le point d'incurvation du staminode, de la limite supérieure du renflement nectarifère que portent deux des étamines (et jamais nous n'avons vu la couche de nectar dépasser ce niveau).

Toutes les mesures sont en millimètres.

Les grands Diptères et les Hyménoptères qui visitent les Pentastemons n'ont guère été vus sur la variété rouge foncé et sur la variété écarlate, quelquefois sur la variété rose et extrêmement souvent sur la forme mauve. C'est là précisément l'ordre que faisaient prévoir les moyennes des colonnes IV et V du tableau.

Cas de la variété blanche. — Il n'y a qu'une difficulté. Pourquoi la variété blanche n'est-elle pas, conformément à la même loi, visitée encore plus souvent que la mauve? Jusqu'ici, nos recherches ne nous permettent pas de résoudre définitivement cette question. Cependant nous avons vu parfois l'un ou l'autre Insecte butiner sur cette variété et, d'autre part, elle semble positivement moins nectarifère que ses congénères. Peut-être est-ce là le motif — ou l'un des motifs — qui, malgré son accès facile, la fait négliger par les Insectes. Nous ferons également observer que cette variété se singularise à divers points de vue et ne paraît donc aucunement pouvoir infirmer ce que des observations nombreuses et concordantes ont établi pour les autres formes. La particularité physiologique de son délaissement est accompagnée d'une constitution morphologique spéciale aussi. Sa panicule a les

rameaux plus étalés, moins touffus que les quatre autres formes; son calice est plus ouvert, plus profondément partagé en divisions plus étroites; ses trois sépales supérieurs ont perdu (très probablement en corrélation avec la couleur blanche de la corolle) la teinte violacée qui, pendant la floraison, se retrouve chez les autres variétés. Les feuilles sont plus étroites et leurs bords sont assez fortement onduleux-crépus. Si cette variété blanche existe sauvage au Mexique avec le *Pentastemon Hartwegi* type (1), elle s'y est peut-être (?) adaptée aux visites d'Insectes nocturnes. Cela expliquerait à la fois son délaissement, sa couleur blanche et le peu d'abondance de son nectar pendant le jour. Des études nouvelles peuvent seules élucider cette question.

Effets ultérieurs de la préférence des Insectes et transformation du *Pentastemon Hartwegi* par sélection naturelle

Nous avons montré la cause de la préférence des Insectes pour le *Pentastemon gentianoides* au détriment des *P. Hartwegi*; il reste à indiquer l'influence ultérieure que cette préférence exerce. Si réellement l'autogamie n'est pas facile chez ces espèces et si les Insectes sont des agents efficaces dans la fécondation, nous devons nous attendre à voir la forme mauve mieux fécondée et plus fructifère que les autres. C'est ce que l'observation confirme pleinement. Nous avons examiné au microscope les pistils d'un certain nombre de fleurs peu après la chute des corolles : les stigmates appartenant à la forme mauve étaient en général tout saupoudrés de pollen, tandis que ceux des

(1) On n'a signalé jusqu'ici comme sauvages que la variété écarlate et la variété rouge foncé (Bentham, dans de Candolle, *Prodromus*, X, p. 323).

autres variétés en étaient privés ou n'en présentaient que quelques rares grains. Quant aux capsules fertiles, c'est également la forme mauve qui en porte le plus : chez elle presque toutes les fleurs fructifient, et chez les autres on remarque, à côté d'un bon nombre de capsules, quantité d'ovaires qui n'ont pas été fécondés.

Voici le détail de nos observations à ce sujet : 4 inflorescences de la forme mauve ont porté ensemble 90 fleurs dont 63 ont produit des capsules en apparence bonnes, soit 70 °/₀; 6 panicules de la variété rose ont donné 69 fleurs, sur lesquelles 32 ont produit des capsules en apparence bonnes, soit 46,4 °/₀; 5 panicules de la variété rouge foncé ont produit 34 capsules en apparence bonnes, sur 74 fleurs, soit 45,9 °/₀; et 3 panicules de la variété rouge écarlate ont produit 22 capsules en apparence bonnes, sur 48 fleurs, soit 45,8 °/₀. — Comme il y a une infinité de degrés entre une « bonne » et une « mauvaise » capsule, et que c'est là une cause d'erreur, nous nous sommes à dessein montré plus sévère dans l'application du terme « bonnes capsules » à la forme mauve qu'aux autres, afin de ne pas surfaire la stérilité de ces dernières. Ce qui prouve que nos chiffres ne sont nullement exagérés, c'est que dans une détermination de contrôle, nous avons trouvé seulement 28,6 °/₀ de bonnes capsules sur deux branches des variétés rouge écarlate et rouge foncé. Ce qui le prouve encore bien mieux, c'est l'examen du nombre de graines par capsule. Pour rendre cette comparaison aussi impartiale que possible, nous l'avons faite d'après deux méthodes. Nous avons d'abord compté à la loupe, pour chaque variété, le nombre de graines bonnes ou assez bonnes (en regardant comme telles toutes les graines qui ne sont pas complètement avortées) dans *toutes les bonnes capsules* d'une même panicule; puis nous avons compté d'une façon semblable le nombre de graines dans *quelques-unes des plus belles capsules* des autres branches. Voici les résultats : les 10 capsules d'une inflorescence mauve renfermaient 990 graines, soit 99 en moyenne par capsule; en outre, 3 des plus belles capsules mauves en renfermaient 425, ou 141 par capsule : la moyenne de ces treize capsules donne 108 à 109 graines par capsule. Chez la variété rose, les 8 capsules d'une même inflorescence contenaient 257 graines, ou 32 par capsule; mais comme deux de ces 8 capsules étaient assez mauvaises, ne

renfermant ensemble que 3 graines, il est peut-être plus juste de ne pas les compter : on obtient alors 42 graines par capsule, comme moyenne des 6 autres. Les 4 plus beaux fruits des autres branches de cette variété ont donné 249 graines, ou 62 par capsule. La moyenne générale est donc, pour la variété rose, de 42 graines par capsule ou, si l'on élimine les deux mauvaises capsules, de 50 graines. La plus belle branche de la forme rouge foncé portait 8 capsules, renfermant ensemble 282 graines, soit 35 par capsule; les deux plus belles capsules des autres branches ont fourni 169 graines, ou 84 par capsule; la moyenne de ces dix capsules étant ainsi de 45 graines par capsule. Chez la variété rouge écarlate, les 6 meilleures capsules d'une inflorescence, qui n'était malheureusement pas très belle, contenaient 124 graines seulement, soit 21 par capsule, ou 30, si l'on élimine deux capsules ne renfermant ensemble que 3 graines. En outre, les 4 plus belles capsules des autres branches n'ont donné que 76 graines, ou 19 par capsule; ce qui porte la moyenne des dix capsules de cette variété à 20 graines, ou à 25 si l'on supprime les deux mauvaises capsules. Comme contrôle, nous avons trouvé dans deux capsules remarquablement belles et appartenant aux variétés rouge écarlate et rouge foncé, 129 graines, ce qui fait 64 à 65 par capsule.

Si l'on combine la donnée du nombre pour cent de bonnes capsules, avec le nombre moyen de graines par capsule, tiré de l'observation de toutes les bonnes capsules d'une inflorescence, on trouve que pour chaque 100 graines de la forme mauve, il en mûrit 28 de la variété rose, 23 de la variété rouge foncé et 20 de la variété rouge écarlate. A tous égards donc, la forme mauve est notablement plus fertile que ses rivales, et celles-ci se suivent dans l'ordre qu'on pouvait prévoir : la variété rose d'abord, et les deux variétés rouges ensuite. C'est là une conclusion bien certaine, quelque incertains que nos chiffres soient nécessairement dans le détail.

Ajoutons enfin que souvent les graines de la forme mauve sont sensiblement plus belles que les autres, et que toujours elles mûrissent de beaucoup les premières.

Pour terminer ce qui a rapport à la fertilité, voici les résultats trouvés pour la variété blanche qui, comme nous l'avons montré, n'est pas tout à fait comparable à ses congénères : 6 inflorescences portaient 111 fleurs dont 78 ont donné des capsules en apparence bonnes, ou 70 %, comme pour la forme mauve. Mais le nombre de graines par capsule est beaucoup plus petit que chez cette forme :

les 12 capsules d'une belle inflorescence appartenant à la variété blanche, contenaient 695 graines, c'est-à-dire 58 par fruit; en outre, deux des plus belles capsules des autres branches renfermaient 205 graines, soit 102 à 103 par capsule. La moyenne de ces 14 capsules est de 64 graines par capsule. — Ainsi cette variété est, par sa fécondité, intermédiaire entre le *Pentastemon gentianoides* et les *P. Hartwegi* à fleurs colorées. Etait-elle visitée la nuit par quelques Insectes? Peut-être. Ou bien faut-il la regarder, de même que cette « White variety » du *Mimulus luteus* dont parle DARWIN (1), comme une variété où l'autocarpie est exceptionnellement favorable? Cela est également possible.

Les différents chiffres que nous ont fournis nos observations sur les fruits des Pentastemons, sont résumés dans le tableau ci-contre qui n'a pas besoin d'autre explication.

La particularité physiologique que nous avons tâché d'élucider est certes un détail peu important en soi-même. Il n'est toutefois pas sans intérêt, semble-t-il, de connaître les conséquences considérables pour la fécondation et la multiplication d'une espèce, que peuvent occasionner des différences minimes dans la soudure d'un organe secondaire, comme un staminode. C'est un exemple qui montre bien l'importance des moindres variations lorsqu'elles ont un rapport — fût-il très indirect — avec le phénomène capital de la pollination par les Insectes (2). Il est presque certain, après ce que nous venons de voir, que si le *Pentastemon gentianoides* et le *P. Hartwegi* étaient livrés à eux-mêmes aux environs de Bruxelles (en supposant que ces deux espèces supportent d'ailleurs exactement de même toutes les conditions extérieures), celui-ci ne tarderait guère à être vaincu par celui-là dans la concurrence vitale, — *à moins que la sélection naturelle*

(1) DARWIN, *The Effects of Cross*, etc., pp. 78-81.

(2) Un fait très remarquable et du même ordre a été signalé par H. MÜLLER chez les *Epipactis* (*Befruchtung der Blumen*, etc., p. 81), et DARWIN en cite plusieurs dans son ouvrage classique sur les Orchidées.

VARIÉTÉS OBSERVÉES.	NOMBRE DE BONNES CAPSULES POUR 100 FLEURS.	NOMBRE DE GRAINES PAR BONNE CAPSULE.				NOMBRE APPROXIMATIF DE GRAINES PRODUITES PAR 100 FLEURS.	NOMBRE DE GRAINES POUR CHAQUE 100 GRAINES DE LA FORME MAUVE
		EN COMPTANT TOUTES LES BONNES CAPSULES D'UNE INFLORESCENCE.	EN NE COMPTANT QUE QUELQUES BELLES CAPSULES.	MOYENNE DES DEUX SÉRIES D'OBSERVATIONS PRÉCÉDENTES	NOMBRE MAXIMUM OBSERVÉ DANS UNE CAPSULE.		
P. gentianoides mauve . .	70	99	141	108	159	6930	100
P. Hartwegi (?) blanc. . .	70	58	102	64	105	4060	59
P. Hartwegi rose vif . . .	46.4	42	62	50	106	1950	28
P. Hartwegi rouge foncé. .	45.9	35	84	45	93	1600	23
P. Hartwegi rouge écarlate .	45.8	30	19	25	83	1375	20

ne produisît chez le Pentastemon Hartwegi une diminution dans la distance qui sépare le fond de la corolle du point d'incurvation du staminode.

Une telle modification est-elle possible? Dans certaines circonstances favorables, cela ne paraît guère douteux. Examinons d'un peu plus près la question, ce qui nous fournira l'occasion de comprendre, une fois de plus, la manière d'agir de la sélection naturelle et, en même temps, de soumettre le transformisme à une épreuve difficile, l'épreuve des faits précis et des détails minutieux.

La condition première de toute sélection chez un être organisé est une certaine variabilité du caractère à modifier. Le tableau donné plus haut (p. 182) montre que cette variabilité existe ici : chez la forme rouge écarlate, par exemple, la distance depuis le point de courbure du staminode jusqu'au fond du tube corollaire varie de 15 à 11 millimètres et exceptionnellement 9 millimètres, de telle sorte qu'il y a bien plus de différence entre ces deux valeurs extrêmes qu'entre la plus petite d'entre elles et le maximum de 9 millimètres, observé chez la forme mauve. De même, si l'on compare les chiffres de la colonne V, on voit que 10 millimètres et 6 millimètres, maximum et minimum respectifs de la forme écarlate, sont bien plus distants entre eux que le dernier de ces nombres ne l'est du maximum offert par la forme mauve, 5 millimètres. Nous savons aussi que les différents *Pentastemon Hartwegi,* quoiqu'ils soient chez nous extrêmement peu visités en comparaison de leur rival le *P. gentianoides*, ne sont cependant pas absolument délaissés. Les Insectes butinent quelquefois dans ces fleurs, et l'on peut en voir essayant d'y pénétrer et ne les quittant que parce qu'ils sont trop tôt arrêtés par

la courbure du staminode. Parmi toutes les fleurs de la variété écarlate du *Pentastemon Hartwegi*, pour continuer notre même exemple, celles qui offrent la moindre distance entre le point d'incurvation du staminode et le fond de la corolle sont nécessairement les plus visitées, sinon les seules visitées par les Hyménoptères et les Syrphides. Ces fleurs-là sont donc seules aussi fécondées par allogamie, tandis que les autres fleurs de la même variété ne peuvent l'être que par autogamie et restent souvent stériles. Comme l'ont démontré les belles expériences dont nous avons parlé (pp. 55-59), les descendants d'un croisement tendent toujours à l'emporter sur les produits de l'autogamie ; de sorte que, dans le cas actuel, ils seraient non seulement les plus nombreux, mais encore très probablement les plus robustes et les plus viables. Ces plantes, issues de l'entre-croisement de toutes les fleurs où la distance que nous considérons est inférieure à la moyenne, offriraient, en vertu des lois de l'hérédité, une forte proportion de fleurs où cette distance serait également au-dessous de la moyenne. Or, si l'on songe à ce fait et au peu de progéniture que laisseront les fleurs où la distance considérée est supérieure à la moyenne, une conséquence est facile à prévoir : chez la nouvelle génération, la distance moyenne ne mesurera plus tout à fait 13 millimètres; elle sera moindre. La moyenne étant déplacée, le maximum et le minimum le seraient sans doute aussi et se trouveraient, comme elle, diminués. Dans cette seconde génération, ainsi que dans la première, les Insectes visiteront le plus les fleurs où la distance qui sépare le point d'inflexion du staminode et le fond du tube est au-dessous de la moyenne; et le moins, celles où la distance est

au-dessus de la moyenne. Les premières jouissant des bénéfices de l'allogamie, laisseront une descendance prépondérante par le nombre autant que par la vigueur; et, grâce à l'hérédité, dont l'exemple du Pavot (cité plus haut, p. 41) montre si bien l'action sans cesse accumulatrice, la distance moyenne sera encore amoindrie. Et ainsi de suite, chaque année.

Quand même la moyenne ne diminuerait que d'une minime fraction de millimètre à chaque génération, quand même des causes perturbatrices étrangères viendraient enrayer çà et là la sélection naturelle, qui peut douter que ces phénomènes — dont pas un seul, en somme, n'est hypothétique — ne donnent graduellement naissance à une forme végétale différente de notre *Pentastemon Hartwegi* écarlate? Chez cette forme nouvelle, la distance dont nous parlons serait devenue moindre et mesurerait sans doute 8 millimètres environ, comme chez le *Pentastemon gentianoides*. La diminution n'irait très probablement pas au delà, car elle serait alors nuisible et par conséquent empêchée par la sélection naturelle. Au-dessous d'une limite voisine de 8 millimètres, le staminode ne saurait plus, en effet, accomplir sa fonction principale : écarter du nectar les Insectes trop petits, à trompe courte, qui, ne remplissant pas la cavité florale, ne peuvent point effectuer la fécondation de la plante et lui déroberaient son nectar sans profit pour elle. Ainsi serait formée peu à peu, dans la suite des temps, une espèce nouvelle. Et si l'on tient compte des variations corrélatives qui lient, par un réseau de dépendances réciproques souvent si complexe, les organes les plus divers du végétal, notre espèce nouvelle serait probablement aussi distincte du *Pentastemon Hartwegi* actuel, que celui-ci l'est du *P. gentianoides*.

Mais, objectera-t-on peut-être, pourquoi cette transformation ne s'est-elle pas déjà accomplie? Comment se fait-il que le *Pentastemon Hartwegi* existe et persiste tel qu'il est? La réponse est facile. Les divers Pentastemons étudiés dans cette note sont des plantes mexicaines. La faune entomologique du Mexique est fort différente de la nôtre : les Insectes fécondateurs ne sont pas les mêmes là-bas qu'ici. Dès lors, il est tout naturel que des végétaux qui, pour s'adapter à notre faune, devraient se modifier, soient cependant dans leur forme actuelle adaptés à la faune du Mexique. Faisons même un pas de plus. Chez nous il y a plusieurs Insectes dont la trompe suffirait amplement à atteindre le nectar du *Pentastemon Hartwegi* écarlate. Mais les uns — beaucoup de Lépidoptères, par exemple, — négligent cette plante sans que nous en puissions assigner le motif précis; les autres, d'ailleurs fort bien appropriés à ce type floral, ont l'abdomen trop gros : tel est le cas du *Bombus hortorum*, dont la trompe atteint 18 à 21 millimètres (H. Müller), mais dont le corps a 10 à 13 millimètres de diamètre. Les Insectes qui visitent habituellement le *Pentastemon Hartwegi*, dans sa patrie, doivent donc joindre à une trompe égalant presque celle de notre *Bombus hortorum*, un abdomen moins volumineux, plus étroit et plus allongé. Nous ignorons s'il y a réellement au Mexique soit des Diptères, soit, chose plus vraisemblable, des Hyménoptères qui satisfassent à ces conditions et qui, surtout, visitent le *Pentastemon Hartwegi*. Il serait fort à désirer qu'un naturaliste de ce pays voulût bien soumettre notre conjecture au critérium de l'observation directe. Mais la possibilité de semblables Hyménoptères est suffisamment prouvée par l'existence, entre autres, d'une espèce de l'Amérique cen-

trale : l'*Eulaema fasciata* Lep. St. Farg., a une trompe de 15 à 19 millimètres et un diamètre qui ne dépasse guère 9 à 10 millimètres.

Remarquons enfin que, dans une partie du Mexique même, l'évolution ultérieure du *Pentastemon Hartwegi* ou d'une forme fort analogue paraît s'être effectuée dans le sens que nous indiquons (1). Car si l'on recherche ce que serait un *Pentastemon Hartwegi* adapté à des Insectes à trompe assez courte et perfectionné aussi dans quelques traits secondaires, on arrive non point à une plante imaginaire, mais à une forme très réelle, qui n'est autre que le *P. gentianoides*. On sait déjà que cette espèce ne réclame pas une trompe d'Insecte aussi longue que le *Pentastemon Hartwegi*. Il reste à montrer brièvement que ses autres caractères peuvent être expliqués par la sélection des variations du *Pentastemon Hartwegi* favorables à l'allogamie. Il importe surtout de faire ressortir que l'on observe précisément chez le *Pentastemon Hartwegi* la plupart de ces variations que la théorie exige.

Une panicule dense, unilatérale, facilite aux Insectes la visite rapide des fleurs, ce qui les engage à revenir et leur permet d'en féconder un grand nombre en peu de temps. La forme ventrue de la corolle est très commode pour les Hyménoptères et les gros Diptères, et adapte mieux la fleur à leurs visites. Or deux variétés du *Pentastemon Hartwegi*, la *rose* et surtout la *blanche* se rapprochent par leur forme corollaire du *P. gentianoides;* et d'autre part ce dernier, comme le montre une planche de Kunth (dans le voyage de de Humboldt et Bonpland, II, tableau 172), n'a parfois qu'une corolle faiblement dilatée. Chez une autre espèce du genre, le *Pentastemon campanulatus* Willd., la corolle est tantôt

(1) Le *Pentastemon gentianoides* et le *P. Hartwegi* habitent au Mexique des localités distinctes dont les faunes peuvent très bien ne pas être identiques.

ventrue, tantôt subtubuleuse. La teinte *mauve violacé* paraît plus sympathique aux Apides que le rouge. En effet, le violacé domine parmi les fleurs que ces Insectes visitent de préférence (*Campanula, Gentiana, Digitalis purpurea,* nombreuses Labiées, *Centaurea Jacea, Iris, Viola,* etc., etc.) et, chez quelques Hyménoptères (*Xylocopa violacea,* etc.), la sélection sexuelle semble avoir donné naissance à la même coloration (1). D'ailleurs la couleur de la corolle est fort variable chez les Pentastemons, non seulement dans les cultures, mais encore à l'état sauvage : c'est ainsi que le *Pentastemon Hartwegi* est « coccineus vel atropurpurascens » et le

(1) Le jaune semble également plaire à beaucoup d'Apides : nombre de fleurs qu'ils butinent sont jaunes (*Iris, Primula,* beaucoup de Papilionacées, etc., etc.). Peut-être faut-il rapprocher de ce fait la couleur jaune que plusieurs de ces Insectes présentent eux-mêmes; d'autant plus qu'elle est parfois spéciale à l'un des sexes, ce qui est un indice de sélection sexuelle (Darwin, *Descent of Man,* 2e édit., p. 292). Il y a même des Apides qui offrent à la fois les deux couleurs, violet et jaune : chez le *Xylocopa aestuans* L. et le *X. caffra* L., les mâles sont jaune sale, les femelles violettes et jaunes.

L'identité de coloration de certains Insectes avec les fleurs qu'ils fécondent est fort remarquable. Pour amener cette identité, deux causes modificatrices peuvent surtout agir sur l'Insecte : 1° La *sélection sexuelle,* faisant prédominer chez lui la teinte qu'il préfère et dont il provoque involontairement la fixation chez la fleur. Nous avons, dans ce cas, un renseignement sur les goûts esthétiques de l'Insecte. 2° La *sélection naturelle,* qui tend à confondre la couleur des Insectes avec celle des corolles où ils se posent habituellement, parce qu'ils échappent mieux ainsi à la vue de leurs ennemis. — Ces deux causes peuvent aussi agir jusqu'à un certain point sur l'odeur : certains Insectes qui visitent les fleurs à parfum intense, répandent eux-mêmes une odeur forte (voir par exemple, H. Müller, *Die Befruchtung der Blumen,* etc., p. 108). Toutefois ici ce sera surtout la sélection sexuelle qui sera entrée en jeu chez les Insectes, et non la sélection naturelle, attendu que l'absence complète d'odeur les déroberait encore plus sûrement à leurs ennemis qu'une similitude d'odeur. — Quant aux modifications dans les couleurs et les parfums des fleurs, il va de soi que la plupart se sont fixées par une sélection naturelle due, en général, aux préférences des Insectes fécondateurs. Il y a pourtant des colorations florales, peu nombreuses, qui ne sont pas attribuables à la sélection naturelle, par exemple celles qui proviennent de l'influence directe du sol *(Hortensia),* ou de phénomènes chimiques secondaires (couleurs des fleurs fanées); il y en a d'autres qui sont peut-être dues à la sélection, mais pas à celle qu'exercent les Insectes : tel est le cas des quelques fleurs anémophiles colorées (à stigmates rouges, etc.).

Pentastemon pubescens Soland. « coeruleus, violaceus, roseus vel albus ». — La courbure des filets staminaux qui ramène les anthères sous la lèvre supérieure est éminemment avantageuse. Sans elle, les Insectes seraient pollinés sur le dos et sur les côtés, tandis que le dos seul arrive en contact avec le stigmate; il y aurait donc perte de pollen. Eh bien, cette courbure est un caractère parfaitement fixé chez le *Pentastemon gentianoides* et elle y affecte les étamines encore très jeunes. Chez les divers *Pentastemon Hartwegi* elle n'a lieu au contraire que plus tard, et se montre moins accentuée et soumise à des fluctuations notables. Il en est de même, nous l'avons vu, pour la forme bilabiée de la corolle, assez peu évidente et très variable chez les *Pentastemon Hartwegi,* et si bien adaptée chez le *P. gentianoides* à protéger les organes sexuels par la lèvre supérieure et à offrir la lèvre inférieure (« tavola d'appulso » Delpino) à l'abord des Insectes. Il en est de même encore du mode de déhiscence des anthères. Si l'on dissèque un bouton floral très jeune, on voit que la disposition des anthères y ressemble à ce qu'elle est chez la majorité des végétaux : deux thèques (1) parallèles au filet, verticales, réunies par le sommet et légèrement divergentes vers le bas. Pendant la floraison, les deux thèques s'écartent peu à peu, divergent de plus en plus et finissent par se trouver sur le prolongement l'une de l'autre et par ne former qu'une ligne. La déhiscence s'opère alors par une fente qui se continue sur trois des bords de l'anthère, le quatrième servant de charnière en quelque sorte; et l'anthère s'épanouit à peu près à la façon d'un livre qui s'ouvrirait complètement. Quant à la

(1) Voyez plus haut, p. 123, note 2.

ligne que forment les deux thèques, elle serait perpendiculaire au filet, si les thèques étaient restées parallèles au filet avant leur divergence. Mais il n'en est pas ainsi : déjà dans le bouton jeune du *Pentastemon gentianoides,* et plus tard, avant l'anthèse, chez le *P. Hartwegi,* le filet subit une torsion de 90° vers le point où s'attache l'anthère, ce qui rend les deux moitiés de celle-ci désormais horizontales et perpendiculaires à leur direction primitive. L'écartement des thèques et leur déhiscence s'opérant comme nous l'avons dit, leur direction finit par être de nouveau celle du filet staminal et de l'ensemble de la fleur. Cette disposition favorise, d'une manière évidente, le transport du pollen : grâce à elle, ce n'est que la région médiane du dos des Insectes qui se trouve pollinée, et c'est précisément cette région seule qui effleurera le stigmate (1). Dès lors, il est tout naturel que la survivance des plus aptes ait fixé ce caractère existant déjà chez le *Pentastemon Hartwegi*, mais variable, souvent imparfait, et que nous le retrouvions perfectionné et s'annonçant à une période organogénique moins avancée chez le *P. gentianoides*, si celui-ci descend du premier ou de quelque forme extrêmement voisine. Enfin, rappelons-nous que les poils dont l'extrémité du staminode est couverte chez le *Pentastemon Hartwegi* y varient fort en longueur et en abondance : nous avons vu des fleurs où ils sont presque nuls. Il ne sera pas difficile alors de concevoir que ces poils aient disparu tout à fait chez le *Pentastemon gentianoides;* d'autant plus que, d'après nos observations rapportées plus loin, ils ne paraissent point avoir de fonction et que très certainement la fécondation de la plante s'effectue bien

(1) Ogle (*Popular Science Review,* janvier 1870, p. 50) a observé un fait analogue chez la Digitale et il l'interprète aussi de cette façon.

sans eux (1). — Concluons : il n'est nullement improbable que le *Pentastemon gentianoides* G. Don soit descendu, par variation, survivance des mieux adaptés et hérédité, du *P. Hartwegi* Benth.

Travaux de Delpino, Ogle et Kerner. — La préférence des Insectes pour une forme de Pentastemon n'avait point encore été signalée, pour autant que nous sachions. Mais d'autres recherches intéressantes ont été publiées sur ce genre, et il importe d'en dire maintenant quelques mots. Nous voulons parler de celles de Delpino (1869), Ogle (1870) et Kerner (1876) (2). Le premier n'a malheureusement pas indiqué les espèces étudiées par lui, de sorte qu'on peut lui reprocher de généraliser trop vite et d'appliquer aux *Chelone* et *Pentastemon* globalement ce qu'il n'a vérifié que pour quelques formes. Aussi verrons-nous que certaines des observations et des déductions de cet ingénieux et savant botaniste — exactes peut-être pour les plantes qu'il a étudiées — ne sont pas applicables au *Pentastemon gentianoides* et au *P. Hartwegi*. Les *Pentastemon* rentrent, pour Delpino, dans la « forme nototribe » (c'est-à-dire pollinant le dos des Insectes) du « type digitaliforme », parmi les « appareils en tube » ; et ceux-ci constituent la troisième classe des

(1) Bentham (dans de Candolle, *Prodromus*, X, p. 323) assigne pour caractère au *Pentastemon gentianoides* aussi bien qu'au *P. Hartwegi*, « filamentum sterile glabrum apice retusum ». Or, nous avons remarqué en général au moins quelques rares poils chez le *Pentastemon Hartwegi*. Les exemplaires étudiés par Bentham en étaient-ils privés ? Cela se peut ; toutefois le *Botanical Magazine* (tableau 3661), auquel il renvoie, représente ces poils d'une façon très visible et les signale. En tout cas, la diagnose du *Pentastemon Hartwegi* doit être modifiée comme suit : « filamento sterili apice hirtello (vel interdum glabro?) ».

(2) Delpino, *Atti della Società Italiana delle Scienze naturali*, XII, pp. 101, 107, 109 ; XVI, pp. 242, 248, 251, 255, 264, 310, 320, 345 ; XVII, p. 312. — W. Ogle, *Popular Science Review*, janvier 1870, p. 51 — A. Kerner, *Schutzmittel der Blüthen gegen unberufene Gäste*, pp. 195, 241

« plantes zoïdiophiles » ou fécondées par l'intermédiaire des animaux. Ils sont caractérisés, avec les *Jacaranda* (Bignoniacées), par une « nettarovia » (c'est-à-dire un organe guidant les Insectes de l'entrée de la corolle vers le nectar), « nettarovia » que forme « l'étamine postérieure, courbée, couchée sur la lèvre inférieure et revêtue de poils ». DELPINO donne une description assez complète de ces fleurs, en signale la protérandrie et nous apprend qu'il les a vues fréquemment visitées par des *Bombus*, des *Anthidium* et des *Apis*. « Leurs étamines », dit-il ensuite, « s'incurvent d'abord de haut en bas, puis, les anthères flétries, elles se récurvent de bas en haut. Le style, d'abord droit ou courbé vers le haut, s'incurve au contraire plus tard et épanouit le stigmate là où se trouvaient auparavant les anthères ». L'observation au sujet des étamines ne concorde pas absolument avec ce que nous avons vu : ces organes sont, en effet, toujours appliqués contre la paroi intérieure du tube corollaire et ne changent point de position. Un semblable mouvement de leur part serait d'ailleurs superflu, car les anthères, par le seul fait qu'elles se fanent, ne proéminent plus autant vers la cavité florale qu'auparavant. Quant au style, nous ne pouvons que confirmer ce qu'en dit DELPINO. — La xénogamie, tout en étant fréquente, n'est pas aussi inévitable que semble l'admettre cet auteur. Selon lui, les Apides butinent sur les inflorescences de *Pentastemon* de bas en haut, et celles-ci étant protérandriques, les fleurs inférieures, parvenues au stade féminin, sont fécondées par le pollen des individus antérieurement visités; tandis que les fleurs supérieures sont dans le stade masculin et ne font que polliner le dos des Insectes (1). Cette remarque

(1) DELPINO, *Loc. cit.*, XVI, p. 345.

que DARWIN avait faite il y a longtemps chez les *Spiranthes*, est probablement applicable à toutes les plantes protérandriques dont les fleurs forment un épi. Seulement, chez les *Pentastemon Hartwegi* et *P. gentianoides* l'inflorescence est, non pas en épis, mais en cymes assez compliquées : des boutons d'âges différents se trouvent ainsi au même niveau. Il en résulte que quelques fleurs moins avancées (stade masculin) se rencontrent presque toujours au-dessous de fleurs épanouies depuis plus longtemps (stade féminin) (1) : les visites des Insectes qui vont de bas en haut doivent donc produire assez souvent la gitonogamie. — Pour ce qui est du staminode, si remarquable dans le genre qui nous occupe, DELPINO insiste sur les « poils abondants » dont cet organe serait couvert et lui attribue la fonction de servir d'appui aux Hyménoptères et de les conduire vers le nectar. Mais les poils, on le sait, manquent chez le *Pentastemon gentianoides* ainsi que chez d'autres espèces ; et chez le *P. Hartwegi* ils ne sont ni bien longs, ni bien abondants. Quant à la fonction, si nous consultons A. KERNER, nous rencontrerons une opinion toute différente. Dans son ouvrage sur « les Modes de protection des fleurs », il figure et explique brièvement la structure du *Pentastemon gentianoides*. Nous ne relèverons dans cette description qu'une très légère inexactitude. Le staminode n'est pas, comme il le dit et comme le représente son dessin, « inséré à 6-7 millimètres de la base de la corolle » : il est inséré à la base même de la corolle, ainsi que les quatre autres étamines, et soudé avec elle sur une partie de son trajet. KERNER assigne comme fonction à cette cinquième étamine métamorphosée, d'exclure du nectar les Insectes à

(1) Cf. A. W. EICHLER, *Blüthendiagramme*, p. 208.

trompe courte, trop petits pour remplir la cavité corollaire et pour effectuer l'allogamie.

Enfin, W. Ogle regarde le staminode comme absolument sans usage, appréciation contre laquelle s'est déjà élevé J. Lubbock (1). Ainsi ces trois naturalistes arrivent à des conclusions extrêmement différentes et les derniers venus négligent même — chose pourtant indispensable — de citer et de discuter les opinions divergentes émises antérieurement. Laquelle des trois opinions répond à la réalité? Le staminode est-il inutile, sert-il à écarter les intrus, ou à guider vers le nectar les Insectes fécondateurs?

Sur la définition du mot « fonction »

Mais avant de chercher les fonctions du staminode, il nous faut ouvrir une parenthèse pour bien nous entendre sur le sens de la question.

On ne saurait demander d'une manière absolue quelle est *la* fonction de tel ou tel organe. Un organe a presque toujours plusieurs fonctions. Nous nous refusons, en effet, à sous-entendre dans le mot « fonction » quelque vague conception métaphysique — c'est-à-dire étrangère, et nous ajouterions volontiers, contraire à la science. — Si l'on y regarde de près, il s'y cache bien souvent, sans qu'on s'en rende toujours compte, une semblable conception de « but pour lequel un organe aurait été créé ». Nous voudrions donc que l'on définît simplement les fonctions d'un organe comme la somme des phénomènes que cet organe peut occasionner et qui exercent une influence sur l'organisme dont il fait partie, phénomènes qui peuvent se produire quand cet organe existe et qui cessent, *ipso facto,* par sa suppression. En d'autres termes, *chaque capacité que possède une partie d'un tout de produire un effet quelconque qui influe sur l'ensemble, voilà une de ses fonctions.* Car l'observation ne nous montre jamais pourquoi tel organe est fait, comment il devrait agir, mais seulement comment il agit. A ce point de vue, c'est tout autant la fonction des dents de se carier,

(1) *British wild Flowers,* p. 137.

que de broyer les aliments. Sans doute, on peut séparer jusqu'à un certain point les *fonctions pathologiques* des *fonctions physiologiques* ou fonctions proprement dites, mais en se rappelant bien que cette distinction est essentiellement subjective : objectivement, il n'y a pas de démarcation tranchée. Ce n'est qu'en examinant si telle fonction se représente dans l'immense majorité des êtres d'une espèce donnée et si son résultat nous apparaît comme avantageux à ces êtres, que nous distinguons les fonctions physiologiques, normales, des fonctions pathologiques, anormales. La chute des dents est physiologique pour les dents de lait, pathologique pour les dents définitives : le fait d'observation est le même, il n'y a que notre interprétation qui diffère.

Nous avons seulement à nous occuper ici de fonctions qui s'interprètent comme physiologiques. Mais en se restreignant même à celles-là, on doit reconnaître qu'un organe remplit presque toujours plusieurs fonctions (1). Ce n'est qu'en ayant cette considération bien présente à l'esprit qu'on peut comprendre ces changements de fonction d'un même organe dont la physiologie comparée nous offre tant et tant d'exemples. Les dents aident à retenir les aliments, les triturent, étayent les lèvres, servent d'appui à la langue pour la prononciation de certaines consonnes, etc.; —de quel droit l'un de ces actes sera-t-il regardé comme une fonction des dents, et les autres pas? La seule chose que l'on puisse dire, c'est que l'étude biologique de l'être nous enseigne que, parmi les fonctions de tel organe, il y en a de plus importantes, qui exercent sur l'ensemble une influence plus marquée et dont la suppression aurait des conséquences plus graves. Il y aura, si l'on veut, une certaine préséance pour quelques-unes des activités d'un organe, mais il serait étrange de soutenir qu'elles seules en forment la fonction.

Appuyé sur ces remarques, nous pouvons maintenant aborder le problème du rôle du staminode.

Fonctions du staminode

Nous n'hésitons pas à dire que la fonction *principale* du staminode chez les Pentastemons est celle que lui

(1) Darwin, *Origin of Species*, 6e édit., p. 178, et O. Kuntze, *Schutzmittel der Pflanzen*, pp. 5-6 (dans *Botanische Zeitung*, 1877) en fournissent d'intéressants exemples.

assigne KERNER (1). Il n'est pas douteux que la protection de son nectar contre les atteintes des intrus soit importante pour toute fleur nectarifère : ce n'est, en effet, que la visite de certains Insectes, de taille, de mœurs, de formes déterminées, qui lui procure l'allogamie. Cette protection était particulièrement utile aux Pentastemons, car ils ne sont fécondables que par des Insectes assez gros pour occuper toute la cavité florale, et leur sécrétion abondante paraît plaire à quantité d'hôtes nuisibles. C'est ainsi que dans une corolle de *Pentastemon gentianoides* nous avons observé une Forficule qui avait à peine attaqué les deux étamines inférieures et le staminode, mais avait complètement dévoré les deux étamines nectarifères. Ces considérations seules rendent déjà l'opinion de KERNER probable. Mais l'unique manière de résoudre le problème avec certitude est de ne point se contenter de déductions plus ou moins habiles, et d'observer l'effet réellement produit par l'étamine métamorphosée. On ne comprend bien une machine qu'en la voyant fonctionner. Or, nous avons vu de nombreuses Forficules arrêtées par le staminode et, comme nous l'avons rapporté plus haut, les Hyménoptères et les gros Diptères ne peuvent plus avancer dans la corolle une fois que le staminode leur barre le chemin. Si les Insectes dont la trompe est insuffisante délaissent presque complètement les *Pentastemon Hartwegi*, on sait que c'est au staminode qu'il faut l'attribuer. Protéger le nectar est donc bien une de ses fonctions et, en général, il la remplit efficacement.

(1) Nous étions arrivé déjà à la même conclusion que ce botaniste, avant de lire son travail ; soit dit seulement en passant, pour établir que nos recherches ont été faites d'une façon indépendante, de sorte que l'identité de nos conclusions avec les siennes n'en est que plus significative.

Joue-t-il aussi, à côté de cela, le rôle que DELPINO lui suppose? Nous en doutons (1). L'observation directe montre que les Insectes fécondateurs, loin de s'accrocher au staminode, l'évitent en plaçant leurs pattes à droite et à gauche de cet organe. Ils ne s'appuient ni sur lui, ni moins encore sur les poils qui couvrent son extrémité. Rappelons-nous d'ailleurs que chez la forme mauve, la plus visitée de toutes, il est glabre. L'expérience suivante fut instituée pour vérifier l'exactitude de ces conclusions : nous avons opéré la section complète du staminode chez une vingtaine de fleurs, appartenant à la forme mauve. Si le staminode servait d'appui aux Hyménoptères, nous devions nous attendre à les voir abandonner ces fleurs ou les visiter plus difficilement; si, au contraire, il fonctionne surtout comme protecteur du nectar, son enlèvement ne devait pas diminuer leurs visites. Les faits ont pleinement confirmé cette dernière interprétation, tandis qu'ils

(1) Le staminode des *Jacaranda*, qui est interprété par DELPINO (*Atti della Società Italiana delle Scienze naturali*, XVI, p. 264) comme celui des *Pentastemon*, paraît ne guère répondre non plus à cette explication. Car, d'après les diagnoses et les figures, DELPINO se trompe en disant que ce staminode se recourbe et vient s'appuyer sur la lèvre inférieure : il est droit et reste appliqué contre la partie supérieure du tube de la corolle (voir *Jacaranda tomentosa*, BUREAU, *Monographie des Bignoniacées*, pl. 21; *Botanical Register*, t. 1103; et *J. mimosifolia*, *Botanical Register*, t. 631. — DON dit en toutes lettres de cette dernière espèce «filamentum sterile *rectum* »). Il n'est donc pas possible que cet organe serve d'appui à des Insectes. Peut-être fonctionne-t-il pour protéger le nectar et engluer, sur ses poils glanduleux, les intrus de petite taille (Fourmis, etc.). C'est encore une fonction analogue de protection que nous croyons devoir attribuer, par exemple, au staminode à base renflée de l'*Adenocalymna nitidum*, et à celui du *Macrodiscus rigescens* dont l'extrémité en crosse est si curieuse. N'est-ce pas aussi par erreur que DELPINO (*Loc. cit.*, XVI, p. 227) accorde des poils terminaux aux staminodes du *Chirita sinensis* (voir *Botanical Magazine*, t. 4284)? Enfin pour ce qui est du *Brillantaisia owariensis*, il est au contraire probable, comme le pense DELPINO, que les deux étamines stériles servent surtout d'appui aux Insectes et ce n'est que secondairement qu'elles excluraient du nectar les hôtes nuisibles. Toutefois, tant qu'on n'aura pas observé la manière d'agir des Insectes, on ne saura rien de certain.

sont inconciliables avec l'hypothèse de DELPINO. Un Bourdon fut observé butinant, comme si de rien n'était, dans un grand nombre de ces fleurs. Une Abeille en visita aussi plusieurs : elle semblait y reconnaître quelque chose d'insolite, car elle hésitait avant d'y entrer, mais une fois décidée, elle suçait longuement le nectar et sans difficulté apparente. C'est donc probablement à l'aspect de ces fleurs, différent de ce qu'elle s'attendait à voir, qu'il faut attribuer son hésitation. Car cette même Abeille montrait parfois une défiance semblable devant d'autres *Pentastemon gentianoides* non privés de leur staminode, et il est établi aujourd'hui que les Abeilles connaissent parfaitement la structure des fleurs où elles butinent : elles sont, suivant une heureuse expression de DARWIN, « d'excellentes botanistes ». Il est donc fort douteux que le staminode serve comme point d'appui pour les Insectes, et en tout cas, son rôle est en cela peu efficace et peu important. Sa fonction principale est d'exclure des hôtes inutiles ou nuisibles, en ne laissant qu'un étroit accès au nectar, juste suffisant pour une trompe d'Insecte. C'est ce qui se trouve réalisé du reste, chez divers végétaux, par une infinité de dispositions les plus variées (1). Une fonction secondaire du staminode est peut-être de forcer l'Insecte à soulever l'abdomen, ce qui amène un contact plus intime entre le dos de l'animal et les organes sexuels de la plante et favorise ainsi la pollination. Les poils de son extrémité pourraient légèrement contribuer à cet effet, d'autant plus qu'ils sont raides chez la plupart des Pentastemons. Enfin, comme le remarque OGLE (2), le staminode en

(1) Pour le détail, nous renvoyons surtout à KERNER, *Schutzmittel der Blüthen gegen unberufene Gäste*.

(2) *Loc. cit.*

se fléchissant vers la lèvre inférieure, fait place au style. Celui-ci, sans la courbure du staminode, ne saurait se localiser sous la lèvre supérieure, comme il le fait dans la majorité des Labiatiflores. D'après notre définition, cette courbure a donc encore une fonction : celle de laisser l'espace libre à l'organe femelle.

Examen morphologique des Pentastemons; comparaison entre les Scrophulariacées et les Solanacées

Passons à des considérations plus spécialement morphologiques. Nous voudrions d'abord appeler l'attention sur des rapports « phylogénétiques », ou de filiation, pour l'étude desquels le groupe des Labiatiflores Bartl. est favorable à plusieurs points de vue, et que certains Pentastemons nous paraissent mettre clairement en relief. Ce n'est point notre intention d'approfondir ici cette question intéressante et compliquée. Ce que nous allons en dire forme à peine quelques indications ébauchées au sujet des Scrophulariacées. Nous réclamons la plus grande indulgence pour cet essai, peut-être téméraire et à coup sûr très imparfait, car la matière est aussi difficile que neuve.

Un nombre considérable de faits nous portent à conclure que, selon toute probabilité, les Scrophulariacées ne sont que les descendants modifiés de certaines Solanacées. Sans doute il y a des différences bien grandes entre une Douce-amère et un Muflier, une Stramoine et une Véronique, et cependant ces deux familles ont une foule de caractères communs et présentent plus d'un point de contact. Leur affinité a sauté aux yeux de tous ceux qui les ont étudiées comparativement. Cette affinité — que nous regardons

comme une *parenté* véritable — est si profonde et si réelle *qu'il n'y a pas un seul caractère absolument constant et général pour les séparer :* c'est ce que les auteurs du *Genera Plantarum* ont déjà fait voir (1).

Eichler, dans ses « *Blüthendiagramme* », insiste sur ce que les deux carpelles sont toujours medians chez les Scrophulariacées et presque toujours obliques, par rapport à la branche-mère, chez les Solanacées. Nous avons cru d'abord que c'était là une objection grave à notre manière de voir. Car s'il est vrai que, selon Eichler lui-même, les *Cestrum* ont souvent les carpelles médians, et si ce caractère est variable chez diverses autres Solanacées, il n'en semble pas moins constant chez les Salpiglossidées, si voisines des Scrophulariacées à tous les autres égards. Mais l'objection perd de sa force si l'on considère que la position des carpelles n'a été observée que chez un nombre restreint de Salpiglossidées et que, chez celles où ils sont obliques, cette obliquité pourrait bien se rattacher à une torsion du point végétatif. Des études nouvelles sur cette question délicate et encore insuffisamment élucidée, seraient fort désirables. D'ailleurs, d'après les planches en général très exactes du *Compendio della Flora Italiana*, par Cesati, Passerini et Gibelli, les carpelles seraient complètement transverses chez une Scrophulariacée, l'*Erinus alpinus*, qui se distingue aussi par ses stigmates répondant aux commissures et non aux dos des carpelles. Chez les fleurs médianes des Pentastemons observés par nous, les carpelles, au lieu de se trouver dans le plan du sépale 2, sont dans le plan du sépale 1, comme chez les Salpiglossidées (2). Une Gesnéracée, le *Columnea Schiedeana,* a aussi, d'après un diagramme de Sachs (3), les carpelles nettement obliques (4), bien que la symétrie de tout le reste de la fleur soit médiane; et cependant Eichler (5) attribue à toutes les Gesnéracées, comme aux Scrophulariacées, des carpelles médians. Des variations dans la direction des carpelles par rapport à la branche-mère ne sont pas très rares, par exemple chez les Gentianacées. Enfin rien ne prouve que la ligne de des-

(1) Bentham et Hooker, *Op. cit.*, p. 914.

(2) Cf. Eichler, *Loc. cit.*

(3) *Traité de botanique*, traduction française, p. 698, fig. 386.

(4) Dans la quatrième édition allemande du *Lehrbuch*, Sachs signale expressément chez cette espèce « die seitlich schiefen Placenten ».

(5) *Op. cit.*, p. 220.

cendance des Scrophulariacées passe par les genres de Solanacées à ovaire oblique : ces genres ne sont peut-être que les représentants actuels de genres affines éteints, dont les carpelles étaient médians comme chez les *Cestrum*. Mais ce sont là des questions secondaires qui ne sont guère solubles dans l'état actuel de la science : le point principal à établir pour le moment, c'est le grand nombre de liens et de transitions insensibles qui rattachent encore les Scrophulariacées actuelles aux Solanacées actuelles.

Dans leurs formes typiques, les deux séries sont très différentes, mais les termes inférieurs de la seconde viennent se confondre avec les termes les plus élevés de la première. Parmi les Solanacées, les Cestrinées et surtout les Salpiglossidées sont en quelque sorte un avant-goût des Scrophulariacées, de même que parmi celles-ci les Pseudo-Solanacées (*Leucophyllum, Verbascum, Heteranthia,* etc.), les *Chionophila,* les *Pentastemon,* les *Chelone,* etc., sont comme un souvenir des Solanacées.

Ajoutons encore quelques analogies dignes de remarque à celles que signalent Bentham et Hooker. Plusieurs Scrophulariacées ont la corolle régulière comme la majorité des Solanacées, plusieurs Solanacées ont la corolle bilabiée et l'on a même signalé des variations dans ce sens chez le *Nicotiana sanguinea* (1). Si les Solanacées ont la corolle tantôt tubuleuse (*Nicotiana*), tantôt rotacée (*Solanum*), les Scrophulariacées offrent la même diversité (*Pentastemon*, d'une part; *Verbascum, Veronica*, de l'autre). Si les Solanacées le plus proprement dites — qu'on nous permette cette expression — ont pour fruit une baie charnue, indéhiscente, nous voyons déjà, chez les Solanacées voisines des Scrophulariacées, la baie devenir sèche et se transformer graduellement en capsule d'abord indéhiscente, puis déhiscente et septicide. De même, les Scrophu-

(1) Clos, *Essai de tératologie taxinomique,* p. 30.

lariacées dont le fruit est normalement capsulaire, déhiscent, souvent septicide, présentent parfois des capsules indéhiscentes (par exemple chez quelques *Angelonia*, selon BENTHAM et HOOKER) ou tardivement déhiscentes (*Phygelius*), ou même des baies. La forme de l'embryon, d'ordinaire si constante, offre aussi des transitions bien instructives. L'embryon est courbe, spiralé même, chez les Solanacées typiques, et droit chez les Scrophulariacées. Mais chez les premières on voit sa courbure s'atténuer peu à peu : alors qu'il forme plus d'un et demi tour de spire chez le *Solanum nigrum*, plus d'un tour chez l'*Hyoscyamus*, et près d'un tour chez l'*Atropa*, il ne constitue, au contraire, qu'un demi-cercle chez le *Lycium*, il est à peine arqué chez le *Nicotiana*, et nous le trouvons tout à fait droit chez les *Cestrum* et plusieurs Salpiglossidées. De leur côté, les Scrophulariacées ont, dans la grande majorité des cas, l'embryon droit. Mais ce caractère, quoi qu'en aient dit quelques botanistes, n'est pas absolu : nous devions nous attendre à trouver parfois une certaine courbure chez les formes les plus analogues aux Solanacées, et il suffit de la section d'une graine de Pentastemon pour confirmer cette prévision théorique. Le fait ne paraît pas encore avoir été noté, mais l'embryon du *Pentastemon gentianoides* est tantôt presque droit, tantôt incurvé en arc et décrivant le tiers, les deux cinquièmes ou même *la moitié d'une circonférence !* Le plus souvent il est nettement courbé : il représente, en moyenne, un cinquième de circonférence ; c'est là une courbure presque double de celle du *Nicotiana Tabacum*. Voici du reste le détail des courbures observées chez onze graines des *Pentastemon gentianoides* et *P. Hartwegi* ; les mesures ont été prises sur des dessins de préparations microscopiques faits à la chambre claire :

Embryon	n° I	:	1/2 cercle.
»	n° II	:	2/5 de cercle.
»	n° III	:	1/3 »
»	n° IV	:	1/6 »
»	n° V	:	1/6 »
»	n° VI	:	2/13 »
»	n° VII	:	1/8 »
»	n° VIII	:	1/12 »
»	n° IX	:	1/13 »
»	n° X	:	1/16 »
»	n° XI	:	presque droit.

Il y a mieux : un embryon courbe se présente exceptionnellement parmi les Scrophulariacées les plus incontestables. Le *Linaria odora* Fisch. se distingue, en effet, de ses congénères par son « embryone curvo ». A en croire la figure de REICHENBACH (1), cet embryon représente plus de 1/4 de circonférence. La courbure n'est pas toujours aussi forte, mais toujours elle existe : nous avons observé nous-même des embryons de 1/6 de circonférence chez cette espèce.

Par leur androcée, ce ne sont pas seulement les Salpiglossidées qui se rapprochent des Personales (2) anisostémones et didynames; on peut suivre les transitions, étape par étape, dans toute la famille des Solanacées. Ainsi que EICHLER le fait remarquer, les cinq étamines sont rigoureusement égales chez les *Solanum;* puis, une étamine se montre, d'une quantité minime plus petite que les autres *(Atropa, Lycium);* puis, cette légère inégalité d'une étamine s'accom-

(1) *Icones*, XX, tab. 1685 et p. 32.

(2) BENTHAM et HOOKER *(Genera Plantarum)* ont donné ce nom à la « cohorte » de Labiatiflores qui comprend les *Scrophulariacées*, les *Orobanchacées*, les *Lentibulariacées*, les *Columelliacées*, les *Gesnéracées*, les *Bignoniacées*, les *Pédaliacées* et les *Acanthacées*.

pagne d'un faible excès d'allongement de ses deux voisines (*Petunia nyctaginiflora*); enfin une étamine devient stérile (*Salpiglossis*) et finit même par disparaître absolument (*Browallia*), tandis que les quatre autres se convertissent en deux paires didynames, où les voisines de l'étamine disparue sont tantôt les plus développées (*Schizanthus retusus*), et tantôt les plus courtes (*Salpiglossis sinuata*) (1). Tous ces divers cas, toutes ces gradations délicates si bien faites pour donner à réfléchir à ceux qui nient la lente évolution des espèces, nous les retrouvons chez les Scrophulariacées. Mais la didynamie à laquelle sont progressivement parvenues les Solanacées devient ici la règle, ainsi que chez les autres Personales. Comme chez les Solanacées, cette didynamie provient de ce que les étamines adjacentes à la place vide de la cinquième sont ou les plus longues (*Angelonia*), ou les plus courtes (*Digitalis*, etc.) : ce dernier cas est le plus ordinaire. A côté de ces Scrophulariacées tout à fait caractérisées, il en est d'autres qui indiquent, comme les Solanacées citées plus haut, le passage de l'isostémonie à l'anisostémonie : ce sont les formes qui n'ont pas dépassé les étapes inférieures de l'évolution de la famille ou qui, par atavisme, y font retour. Chez ces formes de transition, la variabilité de la cinquième étamine (l'étamine supérieure de la fleur) est extrême : c'était à prévoir. Les *Verbascum* ont cinq étamines : mais tout à côté d'eux nous trouvons le genre *Celsia* qui ne s'en distingue par rien, si ce n'est par l'absence complète de l'étamine supérieure, et qui touche de tellement près aux *Verbascum* qu'il va jusqu'à en reproduire les deux sections, *Thapsus* et *Lychnitis*. Les *Bacopa*, petit genre

(1) Eichler, *Blüthendiagramme*, p. 204.

de deux espèces seulement, ont cinq étamines fertiles, presque égales : mais ils sont pour tout le reste de véritables *Hespertis* (sect. *Bramia*) (1). Chez les *Capraria*, la variation envahit le genre lui-même : sur les quatre espèces décrites dans le Prodrome, deux sont pentandres et deux tétrandres (2). Enfin, chez les *Sibthorpia*, ce n'est plus de la variabilité, c'est un véritable désarroi que la fleur nous présente : elle est pentamère et pentandre (*S. pichinchensis*, *S. retusa*), ou bien la corolle est à 4-5 divisions et en même temps il y a quatre ou cinq étamines (*S. africana*), ou bien les divisions se multiplient, il y en a de cinq à huit, et le nombre des étamines oscille entre les mêmes limites (*S. peregrina*), ou bien enfin la fleur est pentamère et tétrandre, comme dans la majorité des Scrophulariacées (*S. europaea*). — Nous pouvons voir aussi la cinquième étamine devenir peu à peu stérile et traverser toutes les phases de l'avortement, depuis l'énorme staminode des Pentastemons jusqu'à zéro. Les Bignoniacées, les Gesnéracées présentent des phénomènes analogues.

Pélories et organogénie des Pentastemons (3)

Si les Scrophulariacées ont un lien si intime avec les Solanacées, ne devons-nous pas les voir quelquefois

(1) Bentham, dans de Candolle, *Prodromus*, X, p. 401.

(2) Bentham (*Loc. cit.*, p. 429) dit même du *Capraria mexicana* : « Simillima formis glabris *C. biflorae* et forte ejus varietas pentandra ».

[(3) Extrait d'une lettre adressée par Léo Errera à M. Penzig, professeur à l'Université de Gênes, le 29 avril 1884 :

« L'article sur la Structure et les Modes de Fécondation des Fleurs est un » péché de jeunesse : les deux auteurs *ensemble* avaient environ 35 ans, quand » ils l'ont écrit. C'est vous dire qu'il y a là plus d'une page que j'adoucirais » aujourd'hui, la trouvant trop absolue, ou même que je supprimerais tout à » fait, la considérant comme inutile. Les notes tératologiques rentrent dans » cette dernière catégorie. Je trouve de plus en plus qu'on peut faire dire à la » tératologie à peu près tout ce qu'on veut et que le mieux, par conséquent, » est de la laisser parler le moins possible !... »]

reproduire, comme par atavisme et sans cause apparente, les traits plus ou moins exacts d'un de ces ancêtres? C'est précisément ce que nous observons dans bien des cas de *pélorie*. Enfin, d'après les lois de l'embryologie, il semble probable que les Scrophulariacées — surtout les plus inférieures, celles chez qui l'empreinte ancestrale apparaît encore clairement — soient par l'organogénie de leur fleur de vraies Solanacées, jusqu'au moment où l'irrégularité s'accentue et où elles deviennent Scrophulariacées; absolument comme l'embryon humain est un véritable invertébré avant que la corde dorsale se développe.

Les pélories sont bien connues chez la Linaire et d'autres plantes de la famille (1). Certaines anomalies moins profondes doivent aussi être regardées comme des phénomènes d'atavisme : Bentham (2) a parfois vu la cinquième étamine se développer chez le *Stemodia suffruticosa*, et Miers, chez un *Leucophyllum* (3); H. Müller a observé chez le *Scrophularia nodosa* toutes les transitions entre le staminode et une étamine parfaite (4). De semblables exemples sont probablement plus fréquents. Les Pentastemons nous ont souvent présenté de ces retours du staminode à l'étamine, et même des pélories assez complètes (5).

Nous avons montré plus haut que le *Pentastemon gentianoides* est, selon toute probabilité, postérieur au *P. Hartwegi :* conformément à cette déduction, les cas de pélorie sont beaucoup plus fréquents chez cette espèce-ci et nous en avons observé un bon nombre, au lieu que

(1) Voir par exemple Clos, *Essai de tératologie taxinomique.*

(2) Dans de Candolle, *Prodromus*, X, p. 382.

(3) Dans Bentham et Hooker, *Genera Plantarum*, p. 927.

(4) *Die Befruchtung der Blumen*, p. 282.

(5) Cf. Clos, *Op. cit.*, p. 28, 4° ; Godron, *Mémoires de la Société nationale des Sciences naturelles de Cherbourg*, 1877, t. XXI, p 238.

nous ne nous rappelons pas en avoir vu chez le *Pentastemon gentianoides* (1). Quelquefois l'anomalie se borne à ce que le staminode est fertile et sans courbure; il porte même (rarement) un léger renflement nectarifère comme les deux étamines qui l'avoisinent et auxquelles il ressemble alors. Mais les *Pentastemon Hartwegi* nettement péloriés ont les cinq lobes de la corolle identiques; les cinq étamines sont rigoureusement égales, équidistantes; elles sont toutes très peu élargies à leur insertion; leur filet n'est ni courbé, ni nectarifère et il est soudé au tube corollaire sur un tiers de sa longueur (comme cela a lieu dans les fleurs non péloriques pour les deux étamines inférieures); l'ovaire n'est pas modifié et reste biloculaire (2). Ces fleurs ne sont donc plus didynames, elles ne sont plus anisostémones, elles ne sont plus bilabiées : leur *solanisation* est pour ainsi dire complète. Ce qui est exceptionnel chez la fleur adulte se retrouve, au contraire, normalement chez le bouton en voie de formation. Quoique diverses pièces florales y naissent successivement (ce que l'on voit du reste aussi chez certaines Solanacées), les Pentastemons traversent une période de régularité complète, une

(1) Godron en a cependant signalé (*Loc. cit.*). [Léo Errera a vu aussi depuis lors, le 6 septembre 1879, une quasi-pélorie : un *Pentastemon gentianoides* mauve, portant une fleur à pélorie hexamère : 6 sépales + 6 pétales + (2 + 4) étamines + 2 carpelles. Deux des étamines ont à la base un renflement nectarifère; les quatre autres sont sans nectar et à peu près égales. Entre les deux étamines nectarifères il n'y a pas d'étamine, c'est-à-dire que la place du staminode est inoccupée. — La corolle est à peu près régulière. — C'est donc plus ou moins une pélorie, mais non suivant le type pentamère.]

(2) Dans certaines fleurs péloriques de Scrophulariacées, l'ovaire est lui-même pentamère (Cf. Crépin, *Bulletin de la Société royale de botanique de Belgique*, t. IV, pp. 277-278). C'est là probablement un phénomène qui nous reporte à un ancêtre bien plus éloigné que ne le fait la pélorie ordinaire, ancêtre plus ou moins voisin du *Nicandra physaloides* parmi les Solanacées ou de l'*Ipomoea purpurea* parmi les Convolvulacées. (On trouvera le diagramme de ces deux espèces dans Eichler, *Blüthendiagramme*, fig. 111 et 118.)

phase solanoïde. Ecoutons ce qu'en dit Baillon (1) : « Alors l'androcée est formé de cinq mamelons égaux et également espacés. Les lobes de la corolle sont alors pareillement égaux. Les deux feuilles carpellaires, semblables entre elles et exactement placées en avant et en arrière, achèvent de donner à cette époque à la jeune fleur de Pentastemon l'aspect d'une jeune fleur de Solanée; il n'y a même aucune différence appréciable à ce moment entre une Pomme de terre, par exemple, et ce Pentastemon dont l'irrégularité définitive n'a pas besoin d'être rappelée. »

Caractères de transition des Pentastemons

Les Pentastemons sont sans doute distincts des Solanacées par leur inflorescence et leurs feuilles toutes opposées (à l'exception des plus supérieures qui sont souvent alternes chez le *P. Hartwegi*) (2); on pourrait ajouter à cela, par leurs carpelles médians. Malgré ces caractères, dont nous sommes loin d'ailleurs de méconnaître l'importance, nous venons de voir qu'à bien des égards ces plantes se rapprochent des Solanacées. Elles sont *à peine* Scrophulariacées et probablement analogues aux ancêtres communs de toute cette famille, peut-être même de tout le groupe des Personales.

Ainsi, certaines Solanacées ont des capsules septicides, mais aucune ne présente — pour autant que nous sachions — une capsule franchement loculicide. Les capsules à déhiscence septicide ne sont pas rares chez les Scrophulariacées. Les Pentastemons offrent ce cas.

(1) *Adansonia*, V, pp. 176-177.

(2) Le genre voisin *Chionophila* a toutes les feuilles caulinaires alternes. D'autre part, Cesati, Passerini et Gibelli (*Compendio della Flora Italiana*, p. 360) attribuent aux Solanacées des « foglie per lo più alterne e geminate, *rarissime volte opposte* »; mais nous ne savons à quelle plante ils font par là allusion.

Mais chez le *Pentastemon Hartwegi* et le *P. gentianoides*, nous avons observé que la capsule, d'abord septicide, est, de plus, à la fin loculicide : chaque carpelle se fend en deux le long de la nervure médiane, ce qui fait que le fruit est alors complètement quadrivalve. Plusieurs autres Scrophulariacées présentent ainsi une capsule septicide avec une tendance loculicide plus ou moins prononcée. Que le dédoublement de la cloison s'effectue un peu après la rupture dorsale des carpelles et nous avons le cas d'un genre voisin des Pentastemons, le *Chionophila :* sa capsule est d'abord loculicide, ensuite septicide. La cohésion des cloisons est-elle encore un peu plus forte, la déhiscence devient purement loculicide, comme dans les genres voisins *Uroskinnera, Tetranema, Brandisia, Paulownia*, etc., et dans beaucoup d'autres Personales.

Quant à la préfloraison, que doit-elle être chez les Pentastemons ? Elle doit se montrer plus ou moins intermédiaire entre les préfloraisons des autres genres de la famille. En laissant de côté les Pseudo-Solanacées, on sait que les Scrophulariacées se subdivisent en deux séries : celle des Antirrhinées dans le bouton desquelles la lèvre supérieure de la corolle couvre l'inférieure, et celle des Rhinanthidées où le contraire a lieu en général. Dans ce dernier cas, tantôt les lobes latéraux de la lèvre inférieure sont tout à fait externes ; tantôt c'est le lobe médian qui enveloppe tous les autres. D'après Bentham et Hooker, la préfloraison n'est incertaine ou variable que dans quelques Limosellées, Sibthorpiées et Escobédiées. Et pourtant, selon nos prévisions, les Pentastemons ont aussi la préfloraison fort capricieuse : chez eux, elle n'est même pas constante pour une espèce donnée. Car si nous avons observé d'ordinaire, chez les *Pentastemon gentianoides* et *P. Hartwegi*, la dis-

position des vraies Antirrhinées, nous y avons aussi vu fréquemment le lobe médian inférieur ou l'un des lobes latéraux embrasser tous les autres (1) (p. 229, fig. H. et J) : c'est là une transition évidente aux Rhinanthidées.

Nous rencontrons une variabilité similaire dans la plupart des autres organes et cela justifie notre manière de voir : les Pentastemons apparaissent toujours comme incomplètement différenciés et intermédiaires entre divers rameaux du grand tronc des Scrophulariacées. Rappelons-nous que la courbure de leur embryon varie, que leur stigmate est parfois indivis, parfois plus ou moins profondément bilobé (2), et que la courbure des filets staminaux est loin d'être constante. De même pour l'ordre de maturation des anthères. Elles s'ouvrent une à une : d'abord, à de courts intervalles, celles des deux étamines inférieures (longues), puis, un peu plus tard, celles des étamines supérieures (courtes) (3). Tel est le phénomène normal. Mais souvent la succession est différente. Nommons A et A′ les anthères des deux étamines inférieures, B et B′ celles des deux étamines supérieures. Au lieu de voir A et A′ s'ouvrir avant B et B′, nous avons observé, entre autres, les cas suivants : A et B étaient tout à fait ouvertes, B′ en partie et A′ pas encore ; ou bien A et B complètement, A′ en partie, et B′ pas ; ou bien A, B et B′ étaient ouvertes et non A′ ; ou bien enfin B était tout à fait ouverte, A commençait à s'ouvrir, A′ et B′ étant encore closes. Ce dernier cas est rare.

Si par son développement accidentel en étamine

(1) Nous avons appris, depuis, que ce dernier cas a déjà été signalé par Asa Gray chez des *Mimulus* et des *Pentastemon* (*Manual of Botany*, p. 281).

(2) Le stigmate est en général indivis chez les Solanacées, souvent bilobé chez les Personales inférieures, et bilamellé chez les Personales à structure plus élevée.

(3) C'est à très peu de chose près ce qui se passe chez la Digitale (Ogle, *Popular Science Review*, janvier 1870, p. 49).

parfaite le staminode nous rappelle, selon toute probabilité, les aïeux des Pentastemons, son avortement accidentel plus ou moins complet nous indique l'une des transformations ultérieures les plus importantes que le type primitif des Scrophulariacées ait subies. Ogle (1) et nous-même avons plus d'une fois vu des fleurs de Pentastemons, d'ailleurs normales, dont le staminode était très réduit ou même avait disparu *sans laisser aucune trace*. Or, nous pouvons suivre chez les Scrophulariacées toutes les étapes de la suppression de cette cinquième étamine, déjà devenue stérile. Chez quelques espèces de *Pentastemon,* la large extrémité du staminode (« apice spathulato ») représente encore l'anthère ainsi que nous l'établirons plus loin; chez d'autres, l'extrémité n'est plus que renflée médiocrement (« apice clavato »); chez d'autres enfin, il ne reste que le mince filet (« staminodium filiforme »). Ce filet se réduit lui-même dans le genre si voisin *Chelone;* et davantage encore chez les *Uroskinnera*, les *Russelia*, les *Antirrhinum*; il n'en reste plus rien dans les genres *Brookea, Paulownia, Wightia, Brandisia*, etc., et la majorité des Scrophulariacées. Il importe de répondre d'avance à une objection : comment, demandera-t-on, le staminode a-t-il pu disparaître, puisqu'il joue un rôle important dans la protection du nectar? La sélection naturelle ne devait-elle pas tendre à le conserver? Oui, la sélection naturelle tend à le conserver, à moins que des dispositions différentes ne se développent et remplissent la même fonction que lui. Un tube de la corolle très étroit ou courbé ou obstrué par les organes sexuels, un nectaire hypogyne, un éperon nectarifère, une corolle personée, des poils

(1) *Loc. cit.*, p. 51.

protecteurs du nectar, etc., sont autant de dispositions de ce genre, qui se rencontrent précisément chez la plupart des autres Scrophulariacées : aussi le staminode, devenu inutile, pouvait-il et devait-il graduellement disparaître.

Un dernier caractère de transition des Pentastemons, c'est la division moins profonde entre les deux lobes de la lèvre supérieure de la corolle, qu'entre les lobes de la lèvre inférieure; ce détail est un acheminement vers les Scrophulariacées à corolle tétramère (*Veronica*, etc.).

Les Scrophulariacées descendent probablement de certaines Solanacées

Tout fait dont nous devons déduire la nature d'après un plus ou moins grand nombre de ses conséquences, sans pouvoir le vérifier par l'observation immédiate, a nécessairement quelque chose de conjectural. Cette remarque, applicable à la géologie comme à l'histoire, à la philologie comme à l'analyse spectrale, est sans doute vraie aussi de la plupart des recherches « phylogénétiques » : mais, en nous mettant en garde contre des affirmations téméraires, elle ne doit point nous décourager. Nous n'avons pas vu les glaces quaternaires strier ou user les roches et déposer au loin les blocs erratiques; nous n'avons pas vu le sodium se vaporiser à la surface du soleil; nous n'avons pas vu les Cryptogames devenir des Phanérogames, par une lente et longue évolution. Nous n'avons observé directement aucun de ces phénomènes; nous ne les connaissons que par leurs effets et par leurs traces. Mais — pour employer une expression excellente de de Quatrefages — nous sommes en droit de dire que *tout se passe comme s'ils étaient vrais :* nous n'affirmons rien au delà.

Ces réserves établies, nous espérons avoir montré *que les choses se passent comme si les Scrophulariacées descendaient de certaines Solanacées et que, dans tous les cas, ces deux familles ont des liens de parenté extrêmement intimes.* L'absence de caractères distinctifs absolus, la forme de la corolle, la structure du fruit et la courbure de l'embryon, les gradations significatives qu'on observe dans l'androcée, la réapparition d'une cinquième étamine, les pélories, l'organogénie, sont autant de grands FAITS qui plaident en faveur de notre hypothèse et qui paraissent inexplicables sans elle. Quant aux Pentastemons, nous avons fait voir qu'ils offrent de précieux caractères de transition. Ils représentent un des premiers degrés de la série des Personales. Ils rappellent encore les Solanacées, et sont déjà des Scrophulariacées. Par les *Chelone*, ils se rattachent au *Wightia*, arbrisseau dont la tige grimpante, les graines allongées, ailées et surtout privées d'albumen, l'embryon droit, nous conduisent aux Bignoniacées et aux Pédaliacées (1). Ces deux familles, loin d'accentuer le type bilabié, tétrandre et didyname, comme le font beaucoup de Gesnéracées, les Scrophulariacées *les plus élevées* et les Acanthacées, montrent au contraire en général, par la forme de la corolle et le développement toujours appréciable de la cinquième étamine ou du staminode qui la remplace, un degré d'évolution qui n'est pas beaucoup supérieur à celui des Salpiglossidées, des Pseudo-Solanacées, des *Pentastemon* et des genres voisins.

(1) Nous nous rangeons en cela à l'avis de BUREAU (*Monographie des Bignoniacées*, pp. 12 et 72-73). A. L. DE JUSSIEU plaçait même les *Chelone* (et les *Pentastemon)* parmi ses *Bignoniae!* Les analogies des *Jacaranda* (Bignoniacées) et des *Pentastemon*, sur lesquelles DELPINO insiste et dont il semble s'étonner (*Atti della Società Italiana delle Scienze naturali*, XVI, p. 264), s'expliquent tout naturellement par une descendance commune.

Malheureusement les couches tertiaires ne nous ont pas encore livré de bien nombreuses empreintes de Dicotylédones gamopétales. Les quelques résultats que la paléontologie a déjà fournis à cet égard n'en sont pas moins une confirmation fort remarquable des idées que nous venons d'esquisser. En effet, *les Solanacées apparaissent immédiatement avant le groupe des Personales et, parmi celui-ci, les Scrophulariacées et les Bignoniacées sont les familles les plus anciennes*. Car, à la Solanacée régulière de l'éocène (*Solanites*), succèdent dans la période oligocène et miocène, une Solanacée Salpiglossidée (*Brunfelsia*), quelques Scrophulariacées (*Verbascum, Veronicites, Scrofularina*) et plusieurs Bignoniacées (*Bignonia, Bignoniophyllum, Jacaranda, Catalpa, Tecoma*), tandis que les Gesnéracées et les Acanthacées manquent encore (1).

Nature des staminodes et structure de celui des Pentastemons

On paraît le plus souvent (Payer, Sachs, Bellynck, etc.) regarder les staminodes comme des « étamines réduites à leur filet plus ou moins déformé ». Cette définition est trop étroite et ne nous semble guère admissible. Nous voudrions dire simplement que *les staminodes sont des étamines incomplètement développées* (2). Car entre les staminodes qui témoignent de modifications profondes et ceux qui ne diffèrent en rien du filet des étamines fertiles, on trouve toutes les

(1) Cf. W. Ph. Schimper, *Paléontologie végétale*, I, pp. 85-86, et II, pp. 911 et suivantes.

(2) Cf. Eichler, *Blüthendiagramme*, p. 4 : « Staminodien sind unvollkommen ausgebildete Staubgefässe. » — Duchartre, *Éléments de Botanique*, p. 739 : « ... des corps divers de dimension et de forme qui, n'étant que des étamines imparfaitement formées ou transformées, ont été nommés staminodes. »

transitions possibles : la déformation n'est donc pas un caractère essentiel. Ensuite, en ce qui concerne l'autre terme de la définition que nous combattons, nous allons montrer que, chez certaines espèces, le staminode ne représente pas seulement le filet staminal, mais que son extrémité libre y est un véritable homologue de l'anthère. Dans ces cas, le staminode offre donc une anthère transformée et non point absente, ce qui au point de vue morphologique est fort différent. — Cette opinion, d'autres auteurs l'ont du reste déjà émise implicitement, mais sans y insister. En décrivant les deux staminodes si remarquables du genre *Brillantaisia*, Bentham et Hooker disent, par exemple : « staminodia... filamentis apice in antherae rudimentum transversum expansis » ; et Bureau nomme le mamelon terminal du staminode, chez le *Lundia acuminata,* « l'ébauche d'une anthère à deux loges qui ne s'est pas développée (1) ». Chez certains Pentastemons, il n'est pas douteux que le bout élargi du staminode ne représente aussi l'anthère dithèque des étamines normales. C'est ce que prouvent à l'évidence les transitions qu'on rencontre accidentellement chez le *Pentastemon Hartwegi*. Nous y avons quelquefois vu la cinquième étamine absolument semblable aux autres (2). Dans un second cas, son filet n'était pas courbé et son extrémité portait une anthère de structure normale, mais plus petite que celle des étamines fertiles. Dans une autre fleur, le filet, incurvé comme celui du staminode ordinaire, était terminé pourtant par une anthère réduite. Parfois une moitié de l'extrémité est un peu poilue et présente la forme aplatie du staminode, tandis que l'autre moitié, ren-

(1) *Monographie des Bignoniacées*, p. 116.
(2) Voyez plus haut, p. 213.

flée, glabre, simule complètement une demi-anthère ; celle-ci ne contient pas de pollen mais porte une dépression qui répond à la ligne de déhiscence des anthères normales. Enfin, l'on trouve même des conformations intermédiaires entre ces demi-anthères stériles et l'extrémité ordinaire du staminode.

Ces anomalies nous éclairent également sur un détail de structure curieux. L'extrémité libre et élargie du staminode des *Pentastemon Hartwegi* et *gentianoides* porte une dépression transversale facile à constater, ou deux dépressions juxtaposées bout à bout qui représentent les deux moitiés de cette dépression unique. Comme le prouvent surtout les staminodes à demi normaux que nous venons de décrire, ces dépressions sont, à n'en point douter, homologues des fentes de déhiscence des anthères. Et leur direction transversale montre qu'elles répondent à la position qu'occuperaient les deux thèques de l'anthère si le filet n'éprouvait pas de torsion avant la déhiscence (1), état anormal qui s'observe quelquefois.

De semblables homologies, tout à fait incompréhensibles et mystérieuses sans le transformisme, sont au contraire aussi faciles à prévoir que simples à expliquer au point de vue de cette théorie. Elles proviennent uniquement de ce qu'un staminode est toujours *le descendant modifié d'une étamine :* c'est une conclusion à laquelle nous sommes déjà arrivé plus haut pour le cas spécial des Scrophulariacées et des autres Personales.

Mais le développement peut être plus incomplet encore que chez nos deux Pentastemons, la modification plus profonde, l'avortement plus avancé : alors

(1) Voyez plus haut, p. 196.

l'homologie avec l'anthère s'efface graduellement. C'est ainsi qu'après les Pentastemons à staminode fort élargi, nous avons déjà vu qu'il y en a dont le staminode est seulement claviforme (*Pentastemon tubiflorus, P. Torreyi,* etc.), puis dont le staminode est linéaire (*Pentastemon Scouleri, P. Menziesii,* etc.); et ceux-ci nous conduisent aux *Chelone* qui nous préparent à la disparition totale de la cinquième étamine. Les Scrophulaires offrent des faits en tout semblables : chez les unes (*Scrophularia Scorodonia, lucida, aquatica, nodosa, alata,* etc.), l'extrémité du staminode dilatée, spatulée, réniforme, souvent émarginée ou même bifide (1), répond encore clairement à l'anthère et à ses deux moitiés; chez d'autres (*S. canina*, etc.), rien ne représente plus l'anthère, et il ne reste qu'un staminode aigu et filiforme; enfin celui-ci tend aussi à disparaître (*S. vernalis,* etc.) et le filet même de l'étamine ne se trouve plus alors avoir son homologue. Ce sont encore des phénomènes de cet ordre que Bureau a décrits chez les Bignoniacées (2) : nous y voyons en dehors de l'extrémité anthériforme du staminode du *Lundia,* des extrémités bilobées, d'autres aplaties et entières, d'autres légèrement renflées et enfin des staminodes linéaires.

Rapports entre la pubescence du staminode et celle des étamines

Chez le *Pentastemon Hartwegi* les étamines sont absolument glabres et pourtant l'extrémité du staminode porte quelques villosités. Nous nous sommes demandé si ce fait n'était pas contraire à l'homologie

(1) B. Du Mortier, *Note sur le staminode des Scrophulaires aquatiques indigènes* (*Bulletin de la Société royale de botanique de Belgique,* VII, pp. 36-42).

(2) *Monographie des Bignoniacées,* p. 180.

de cette extrémité avec l'anthère et nous avons été conduit aux quelques remarques suivantes. Les diverses étamines d'une fleur (comme toutes les parties homologues) tendent à varier d'une façon similaire et se conduisent en général toutes de la même façon, au point de vue de la pubescence entre autres. Cette règle souffre cependant bien des exceptions : nous nous bornerons à rappeler les *Verbascum,* dont plusieurs espèces ont deux étamines glabres et trois poilues (*V. Thapsus,* etc.). Quant aux staminodes, ils suivent d'ordinaire, pour leur pubescence, le sort des étamines fertiles de la même espèce. S'ils s'en écartent, la théorie de la descendance exige que nous puissions montrer les principales étapes qu'ils ont dû traverser pour atteindre cette différenciation. Ils jouent le plus souvent un rôle trop effacé pour que la sélection naturelle ait une grande action sur eux : leur pubescence doit être un héritage, bien plutôt qu'une acquisition nouvelle. Lorsque leur extrémité représente une anthère transformée et que cette extrémité est velue, il faut donc que les anthères de la même espèce végétale ou d'une espèce voisine soient velues également. Quand, par un avortement plus complet, le staminode ne représente plus que le filet staminal et que ce staminode est velu, le filet des étamines de cette espèce ou d'espèces voisines doit aussi être revêtu de poils. L'observation fait-elle découvrir ces coïncidences que la théorie réclame? Autant que nous en pouvons juger, cela n'est pas douteux. Voici quelques exemples. L'anthère rudimentaire du staminode chez le *Lundia acuminata* est surmontée par un bouquet de poils; les anthères normales sont hérissées pareillement. Le staminode du *Pachyptera foveolata* et ceux du *Brillantaisia owariensis* sont termi-

nés par des villosités, en même temps que les anthères fertiles de ces plantes. Certains Pentastemons (environ vingt espèces) ont le staminode glabre et les anthères glabres. Mais le *Pentastemon Hartwegi* et un grand nombre de ses congénères (plus de trente espèces, c'est-à-dire la moitié du nombre total de celles qui sont connues) ont le staminode plus ou moins pubescent et les anthères glabres. Aussi étions-nous sûr d'avance qu'il devait y avoir d'autres Pentastemons dont les anthères étaient velues : et nous n'avons pas été déçu dans cette attente. Chez ces dernières espèces, le bout du staminode paraît homologue de l'anthère, il est velu comme elle, et souvent ce parallélisme est si frappant que les botanistes descripteurs le traduisent par les termes mêmes de leurs diagnoses. Les Pentastemons à anthères pubescentes et à staminode glabre sont au nombre de deux seulement (*Pentastemon heterophyllus, P. glandulosus*) : mais chez ces plantes le staminode est filiforme, il ne correspond qu'au filet staminal, de sorte qu'il ne faut pas s'étonner s'il est glabre comme celui-ci (1). Quant aux plantes dont le staminode est velu quoiqu'il représente seulement le filet, elles ont aussi (elles-mêmes ou des espèces affines) les filets staminaux hérissés. Tel

(1) Voici, d'après le *Prodromus*, les espèces à anthères et à staminode velus : *Pentastemon Scouleri, P. Menziesii, P. frutescens, P. erianthera, P. alpinus* (« antheris parce hirtellis, filamento sterili apice dilatato parce barbato »), *P. strictus* (« antheris parce piloso-lanatis, filamento sterili superne dilatato subnudo »), *P. Richardsoni* (« antheris parce hirtis, filamento sterili apice spathulato parce barbato ») et *P. venustus*. Il faut y joindre, d'après Hooker (dans *Annales de la Société d'agriculture et de botanique de Gand*, III, p. 413, et V, p. 335), le *Pentastemon Gordoni* et le *P. cyananthus* (« antheris filamentoque sterili hirsutis ») et, d'après nos propres observations, le *P. Lewisii*. — Trois autres Pentastemons ont été signalés comme ayant les anthères barbues : ce sont le *Pentastemon Douglasii* qui nous est inconnu et dont le staminode n'est pas décrit (il doit probablement être un peu poilu) et les *Pentastemon heterophyllus* et *P. glandulosus* qui ont les anthères terminées par quelques cils et dont le staminode, homologue du filet seul, est glabre.

est le cas du *Liebigia speciosa* et du *Chirita Walkeriae*, dont les staminodes sont surmontés de poils et dont les filets fertiles sont également pubescents à leur extrémité, sous l'anthère. Tel est aussi le cas de bon nombre de Bignoniacées, par exemple: le *Cuspidaria erubescens*, le *Macrodiscus rigescens*, etc., chez qui le staminode et les filets fertiles portent exactement les mêmes villosités à leur base, le *Jacaranda mimosifolia*, le *J. tomentosa* et plusieurs congénères dont le staminode est revêtu des mêmes poils glanduleux qui couvrent la base des filets staminaux fertiles. Nous citerons encore le genre de Scrophulariacées le plus apparenté aux Pentastemons, les *Chelone* : chez le *C. glabra*, le staminode dont l'extrémité est dépourvue de tout renflement et dont la base est velue, rappelle tout à fait par sa forme et sa pubescence les filets fertiles de la même fleur (1).

Avant de résumer les principales conclusions de cette étude bien plus longue que nous ne l'aurions

(1) Ce travail sur les Pentastemons était terminé depuis plus d'un an, lorsque j'ai eu connaissance du *Synopsis of the genus Pentstemon*, de Asa Gray (*Proceedings of the American Academy of Arts and Science*, Boston, vol. VI, pp. 56-76, et vol. VII, p. 379). Malgré plusieurs réductions spécifiques, ce savant donne une liste de Pentastemons plus nombreuse que ses devanciers: il porte le chiffre des espèces à soixante-six environ. Voici, d'après les diagnoses de Gray, quelques faits qui complètent mon travail. Conformément à ma prévision (p. 223, note), le *Pentastemon Douglasii* a le staminode plus ou moins pubescent. Le *Pentastemon Fremonti* Torr. et Gray, dont les anthères et le staminode dilaté sont velus, confirme la règle que j'ai énoncée. Les *Pentastemon azureus* Benth., *laetus* Gray, et *Bridgesii* Gray, ont, il est vrai, les anthères ciliées et le staminode glabre ou presque glabre ; mais ces plantes sont probablement dans le cas des *Pentastemon heterophyllus* et *glandulosus* : leur staminode répond seulement à la portion glabre des étamines fertiles et la région velue de celles-ci n'a pas d'homologue dans le staminode. Gray a vu chez deux espèces (*Pentastemon ambiguus* Torr., et *P. heterander* Torr. et Gray) le staminode porter quelquefois une anthère, ce qu'on avait déjà signalé auparavant chez le *P. grandiflorus* Nutt. ; chez cette dernière plante, il a constaté au contraire, assez souvent, l'absence complète du staminode. Nous avons décrit des phénomènes semblables chez le *Pentastemon Hartwegi* (pp. 210, 215).

désiré, il nous reste à consigner brièvement quelques faits qui se sont présentés à nous dans le cours de nos observations et qui, étrangers au sujet que nous avions en vue, n'ont pas encore trouvé place jusqu'ici.

Faits tératologiques

Outre les anomalies signalées dans le courant de ce travail et dont on peut rattacher la cause à l'une ou l'autre loi générale, nous en avons vu quelques-unes qui doivent probablement être regardées — dans l'état actuel de la science — comme de simples phénomènes de variabilité. Nous ne les donnons que parce que la tératologie a encore besoin de tous les faits qu'on peut lui fournir.

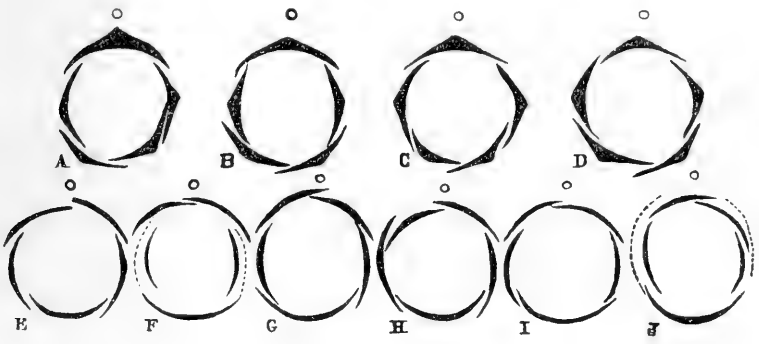
Nous avons observé chez un *Pentastemon Hartwegi* la soudure d'un rameau latéral avec la tige sur toute la longueur d'un entre-nœud; chez un autre, la soudure à la corolle de l'une des étamines antérieures, depuis sa naissance jusqu'à la base de l'anthère : sur le prolongement de cette étamine, la corolle portait un tout petit appendice pétaloïde supplémentaire. Chez une fleur rose vif, déjà citée (p. 221) pour son staminode surmonté d'une anthère réduite, l'une des deux étamines supérieures était privée de son renflement nectarifère : mais ce fait peut se rattacher à l'atavisme. Assez souvent chez le *Pentastemon Hartwegi*, le tube de la corolle, au lieu d'être droit, est plus ou moins courbé de bas en haut. Chez plusieurs fleurs, surtout de la variété blanche, nous avons observé le dédoublement latéral des deux étamines nectarifères : il y avait donc là sept étamines au lïeu de cinq. Des deux étamines qui résultent ainsi de chaque étamine dédoublée, l'une ressemble tout à fait à l'étamine normale qu'elle rem-

place; l'autre est privée de nectaire et son anthère est formée d'une thèque fertile, tandis qu'un petit appendice blanc, analogue à l'extrémité du staminode, y tient lieu de la seconde thèque. Chez une autre fleur de la variété blanche, c'est le staminode qui se dédouble : cette fleur a le calice normal, à cinq sépales; sa corolle possède un pétale dédoublé à la lèvre supérieure, et, au lieu d'un staminode, on en voit naître deux côte à côte, l'un absolument normal, l'autre terminé par une demi-extrémité de staminode et par une demi-anthère rudimentaire. Ce cas se rapproche donc du précédent. — Certains pieds du *Pentastemon gentianoides* (mauve), cultivés près de Bruxelles, ont présenté (en 1878) quelques fleurs atteintes d'une anomalie curieuse. Tout y est normal, à un détail près : la corolle porte un appendice soudé à sa surface extérieure, vers sa base, à un endroit qui correspond à l'intervalle entre les deux divisions de la lèvre supérieure; cet appendice se détache donc de la corolle, en dehors, à la même place où le staminode s'en détache en dedans. A partir de son insertion, il devient libre, longe la corolle ou se relève plus ou moins. Il a la forme d'une lame étroite, à peu près linéaire. Sa consistance est pétaloïde; il est blanc ou teinté de mauve, et couvert comme la corolle de poils courts et glanduleux. Sa longueur varie suivant les fleurs, de 10 à 20 millimètres; sa largeur, de 3/4 de millimètre à 2 millimètres. Quelle est sa signification morphologique? Faut-il y voir peut-être un dédoublement radial du staminode (1)? — Un *Pentastemon Hartwegi* écarlate

(1) L'appendice observé chez le *Pentastemon gentianoides* n'est peut-être qu'une simple « émergence » du tissu de la corolle, analogue à ce que P. Magnus a décrit chez le *Gloxinia speciosa*. *(Verhandlung des botanischen Vereins der Provinz Brandenburg*, XIX, 1877, p. 95).

portait une fleur tétramère : son calice avait quatre sépales, sa corolle deux lobes seulement à la lèvre inférieure, comme à la lèvre supérieure, et son androcée était privé de l'une des étamines inférieures. Chez une fleur de *Pentastemon gentianoides*, le calice était hexamère : sa disposition dicyclique était évidemment favorable à la manière de voir d'Eichler (1) sur les calices formés suivant la spirale 2/5.

La préfloraison nous a aussi offert des anomalies chez les Pentastemons. Celle du calice est en général quinconciale, avec le sépale 1 vers la branche-mère,



pour les fleurs médianes (fig. A), et le sépale 2 pour les fleurs latérales (fig. B). Mais nous avons aussi, quoique très rarement, vu une préfloraison *cochléaire descendante* (« absteigend » Eichler) (fig. C) comme chez le *Linaria vulgaris*, ou *cochléaire imbriquée* (« imbriquée » Payer) (fig. D). La préfloraison de la corolle est encore plus variable, ainsi que nous l'avons déjà dit. Normalement *cochléaire descendante* (fig. E), comme c'est la règle chez les Antirrhinées, ou *quinconciale* (fig. F) comme chez l'*Atropa Belladona*, elle est souvent aussi *cochléaire*

(1) *Blüthendiagramme*, p. 17.

imbriquée avec l'un des pétales supérieurs (fig. G) ou *l'un des latéraux* (fig. H) tout à fait externe, ou *cochléaire descendante* mais avec le pétale inférieur moitié externe, moitié interne (fig. I) ou bien enfin, malgré la position quinconciale, le pétale inférieur recouvre tous les autres (fig. J). La préfloraison n'est donc pas même toujours symétrique par rapport au plan médian antéro-postérieur, comme l'admet EICHLER (1).

INFLUENCE DE LA LUMIÈRE SUR LA MATIÈRE COLORANTE DES PENTASTEMONS

Un détail physiologique mérite encore d'être noté : c'est l'influence indéniable de la lumière sur la coloration du calice et de la corolle des Pentastemons. Le calice prend, en effet, une teinte rouge violacé à sa face supérieure — la mieux éclairée — et reste vert à sa face inférieure. Il y a plus : *cette coloration ne se développe jamais dans les portions des sépales qui sont recouvertes par leurs voisins*. La production de la matière colorante exige donc, entre autres conditions, une certaine quantité de lumière, et cette quantité est même supérieure à celle qui suffit au verdissement de la chlorophylle. Lors de l'épanouissement, la coloration de la corolle ne se produit pas non plus dans la partie encore couverte par le calice, qui est blanche, sauf un petit anneau ordinairement coloré, à la base du tube. Ces faits doivent être rapprochés de ceux que nous avons vus, depuis, signalés par CHEVREUL à propos de la Vigne vierge (2).

(1) *Blüthendiagramme*, p. 211.

(2) E. CHEVREUL, *Sur une des causes de la coloration en rouge des feuilles du Cissus quinquefolia* (*Comptes rendus*, 22 octobre 1877).

Observations sur les mœurs des Insectes fécondateurs

En dernier lieu nous rassemblerons quelques données, fournies par nos observations, au sujet des Insectes (Hyménoptères et Diptères Syrphides). L'opinion surannée qui n'admettait chez ces êtres que l'instinct n'est, on le sait, plus soutenable en présence des faits presque merveilleux qu'une étude plus attentive a révélés (1). Outre leurs actes instinctifs, les Insectes observent, jugent, raisonnent, se trompent, se ressouviennent. Les Pentastemons sont des plantes exotiques : ce ne peut donc être l'instinct qui pousse les Insectes de notre pays à les rechercher et à préférer telle variété à telle autre. Nos Insectes vont à toutes les fleurs, en quête de nectar : voilà l'acte instinctif. Et en effet, nous en avons vu quelquefois chercher vainement à atteindre le nectar que le staminode leur rendait inaccessible. Mais ici interviennent alors leur expérience acquise et leur mémoire : ils distinguent les diverses formes et se rappellent que le nectar de la forme mauve est assez facile à obtenir, tandis que celui des variétés rose, rouge foncé, écarlate est hors de leur portée (2). Nous disons qu'ils se le rappellent, car, sans cela, nous devrions les voir frapper avec une égale fréquence aux portes qui leur restent fermées comme à celles qui leur sont ouvertes; et l'on sait qu'ils réservent presque exclusivement leurs visites à celles-ci. Mais une observation qui met encore bien mieux en

(1) Voir, entre autres, Darwin, *The Effects of Cross and Self-Fertilisation*, Ch. XI.

(2) On trouvera d'autres faits à l'appui de ceci, dans H. Müller, *Die Befruchtung der Blumen*, etc., p. 119 et passim; et Darwin, *The Effects of Cross and Self-Fertilisation*, pp. 430-431, etc.

relief l'intelligence des Insectes, c'est celle que nous avons eu occasion de faire sur les fleurs tombées (p. 180). Dans la grande majorité des espèces appartenant aux Scrophulariacées et aux familles voisines, le nectar est sécrété par une glande hypogyne, de telle façon que la corolle en se détachant n'en emporte guère ou pas du tout avec elle. Chez les Pentastemons, au contraire, la sécrétion se fait à la base de deux des étamines, de sorte que la corolle entraîne le nectaire dans sa chute. Il est donc bien curieux déjà que des Insectes aient songé à chercher du nectar dans des fleurs détachées de la tige et éparses sur le sol. Il est encore beaucoup plus remarquable qu'ils aient trouvé le moyen d'atteindre, indistinctement, le liquide contenu dans les fleurs où ils étaient accoutumés à butiner et dans celles dont l'accès leur était d'habitude impossible. Cette idée de tourner la difficulté et de pénétrer par une porte de derrière là où la grande porte est barrée, prouve évidemment un calcul et une puissance de raisonnement qui sont loin d'être médiocres. Il est à regretter que nous n'ayons pas tenu note des espèces d'Insectes auxquelles nous avons vu pratiquer cette ruse et que nous ne nous soyons pas assuré s'il y avait dans ce nombre des Syrphides ou seulement des Hyménoptères. C'est là une lacune que nous espérons combler; ce qui est certain, c'est que nous avons observé bien des fois ce mode d'agir. Une autre preuve d'intelligence est l'habitude depuis longtemps connue qu'ont les Apides de faire un trou dans les corolles dont le nectar leur est inaccessible ou difficilement accessible, et d'atteindre ainsi leur but par effraction. Darwin (1) a vu, dans un grand jardin, toutes les fleurs

(1) *The Effects of Cross and Self-Fertilisation*, p. 426.

d'un Pentastemon (*P. argutus?*) perforées de cette manière et il remarque que les Bourdons n'agissent ainsi que lorsque les plantes sont réunies en grandes masses. Quoique les *Pentastemon Hartwegi* et *P. gentianoides,* sur lesquels ont porté nos recherches, se trouvassent groupés au nombre de plus de cinquante pieds dans une même corbeille et fussent chargés de fleurs la majeure partie de l'été, nous n'y avons vu qu'un nombre relativement faible de corolles perforées.

Les Insectes perçoivent des odeurs, voilà qui est certain. Mais le flair leur apprend-il que tel ou tel nectaire a déjà été vidé? Une observation de H. Müller (1) montre qu'il n'en est probablement pas ainsi pour les Bourdons visitant le *Lamium album*. En revanche, nous avons remarqué que les Hyménoptères semblent reconnaître les fleurs de Pentastemons qui viennent d'être visitées et vidées : pour cela il leur suffit de s'arrêter un instant à l'ouverture de la corolle, sans y entrer. Le nectar de ces plantes émet donc probablement un parfum perceptible pour certains Insectes, quoiqu'il soit presque inappréciable pour nous.

Résumé et conclusions

Cette étude a porté sur cinq variétés, l'une appartenant au *Pentastemon gentianoides*, les autres au *P. Hartwegi*. Leurs fleurs sont protérandriques et sécrètent abondamment du nectar; mais celles de la première espèce sont, *à très peu près seules*, visitées aux environs de Bruxelles par les Insectes (Hyménoptères et Diptères Syrphides) et fécondées par eux. Une préférence si exclusive est due à des différences de quelques

(1) H. Müller, *Die Befruchtung der Blumen durch Insecten*, p. 311 (*Lamium album*); Darwin, *Op. cit.*, p. 389.

millimètres dans l'espace qui sépare le fond de la corolle du point où le staminode s'incurve vers le bas. C'est ce que l'on peut démontrer par des mesures précises. L'une des variétés du *Pentastemon Hartwegi* réclame cependant à ce sujet des recherches nouvelles. Plusieurs conséquences importantes pour les Pentastemons sont amenées par ces inégalités minimes du staminode. Par là, en effet, l'une des deux espèces produit quatre fois plus de graines que l'autre, et son extension se trouve favorisée aux dépens de sa congénère; par là aussi s'opère une sélection naturelle qui pourrait modifier profondément le *Pentastemon Hartwegi*. C'est probablement à une sélection semblable que le *Pentastemon gentianoides* doit son origine; toutefois au Mexique, sa patrie, le *P. Hartwegi* est sans doute visité par des Insectes, dont nous avons tâché de prévoir approximativement la nature.

Conformément à l'avis de KERNER et contrairement à celui de DELPINO, la fonction principale du staminode est d'exclure du nectar les Insectes de petite taille. A propos de cette question, nous avons été conduit à rechercher quel doit être, dans les sciences naturelles, le vrai sens du mot « fonction », indépendamment de toute hypothèse finaliste.

Les Solanacées offrent avec les Scrophulariacées les liens de parenté les plus intimes et tout se passe comme si celles-ci n'étaient que les descendants modifiés de quelques-unes de celles-là. Aucun caractère tout à fait absolu ne sépare les deux familles; les mêmes formes de la corolle et du fruit s'observent chez toutes deux; la courbure de l'embryon et la disposition de l'androcée présentent des analogies indiscutables et des transitions précieuses. La direction des carpelles par rapport à la branche-mère mérite toutefois d'être étu-

diée davantage dans les deux groupes. Enfin les Scrophulariacées rappellent les Solanacées par certaines phases organogéniques et par les cas de pélorie. Tout ce que l'on possède de données paléontologiques confirme aussi notre hypothèse, qui fait dériver des Solanacées les Scrophulariacées et, par elles, d'autres familles voisines. De leur côté, les Pentastemons se montrent par leur préfloraison comme par la déhiscence de leurs capsules, par leur stigmate comme par leur staminode, analogues aux ancêtres imparfaitement différenciés de toute la famille végétale dont ils font partie. A ce point de vue, la courbure que nous avons signalée chez l'embryon des Pentastemons offre peut-être quelque intérêt.

Le staminode n'est qu'une étamine dont le développement est incomplet : toute autre définition, en voulant préciser davantage, devient trop étroite. Le bout libre du staminode chez les *Pentastemon Hartwegi* et *P. gentianoides* est homologue de l'anthère et la dépression transversale qu'il porte répond à la ligne de déhiscence. Les poils dont beaucoup de staminodes sont revêtus ont des rapports avec la pubescence des étamines chez la même espèce ou chez des espèces affines : dans ce dernier cas, ils peuvent donc fournir des indices généalogiques.

On observe chez les Pentastemons cultivés de nombreux cas de tératologie. — Quant à la matière colorante violacée des fleurs de ces végétaux, elle parait exiger pour se former plus de lumière que la chlorophylle n'en réclame pour verdir.

En dernier lieu, nos observations nous donnent de sérieux motifs pour admettre chez les Insectes, outre leur instinct, des facultés intellectuelles véritables, comme le soutiennent beaucoup de naturalistes.

Bruxelles, janvier 1878.

EXPLICATION DE LA PLANCHE

Fig. 1. Fleur de *Primula elatior*, forme macrostyle (coupe longitudinale).

» 2. Fleur de *Primula elatior*, forme microstyle (coupe longitudinale).

» 3 et 4. Grains de pollen de la forme macrostyle.

» 5 et 6. Sections transversales du pollen de la forme macrostyle.

» 7. Grain de pollen de la forme microstyle.

» 8 et 9. Sections transversales du pollen de la forme microstyle.

» 9*bis*. Contour d'un grain de pollen microstyle, anormal.

» 10 et 11. Stigmates de la forme macrostyle (fig. 10) et de la forme microstyle (fig. 11), portant chacun des grains de pollen des deux sortes :

a, pollen de la forme microstyle ;

a', grain de pollen de la forme microstyle, émettant son tube pollinique ;

b, pollen de la forme macrostyle.

» 12. Papille stigmatique de la forme macrostyle.

» 13. Portion de l'épiderme stigmatique de la forme macrostyle : on y voit les papilles, en raccourci, et les cellules hexagonales dont elles sont le prolongement.

» 14. Une de ces cellules hexagonales, vue de face (forme macrostyle).

» 15. Papille stigmatique de la forme microstyle.

» 16. Portion de l'épiderme stigmatique de la forme microstyle, avec les papilles, en raccourci, et les cellules hexagonales.

» 17. Une de ces cellules hexagonales, vue de face (forme microstyle).

SUR LES CARACTÈRES HÉTÉROSTYLIQUES SECONDAIRES DES PRIMEVÈRES

Ce travail a paru dans le *Recueil de l'Institut botanique Léo Errera* (t. VI, 1905, p. 225) avec l'introduction suivante :

Notre regretté professeur M. Léo Errera, en disparaissant si inopinément, a laissé bien des travaux inachevés et bien des esquisses inédites sur de multiples sujets d'investigation. Il en est beaucoup qui, malheureusement trop incomplets, ne pourront être publiés; d'autres, déjà mis au point, prêts à être rédigés, ont pu être repris; et la présente note que j'ai le grand honneur de pouvoir achever était déjà presque aux deux tiers écrite par notre savant maître.

Dès 1876, il avait fait des observations sur les Primevères et les avait poursuivies pendant les années 1877-1878; il nous dit lui-même comment, en 1895, il avait été ramené vers cette question.

M. Errera travaillait toujours avec un admirable esprit d'ordre : ainsi, dans le cas présent, tous les livres traitant de la question étaient rassemblés, des signets marquaient les pages à consulter, des indications sur feuillets détachés étaient jointes aux cahiers contenant les observations faites dès 1876. Tout cela faisait un ensemble dans lequel il ne m'a pas été difficile de puiser les renseignements nécessaires à l'achèvement du travail.

J'ai eu spécialement à cœur de ne développer que les notes qui me semblaient suffisamment claires pour que je pusse rester, le plus possible, dans l'esprit du travail conçu par mon professeur.

La partie théorique, d'ailleurs, était presque complète; je n'ai eu qu'à rassembler les observations et à les coordonner dans la direction qui m'était donnée pour écrire la suite. Cette dernière partie est placée entre crochets.

Certaines annotations pourtant, qui sont sans doute l'expression, trop résumée, hélas! de ces aperçus ingénieux dont était coutumier M. Errera, sont restées inemployées, parce que je n'ai pu les rattacher à l'ensemble du travail. Ce sont des indications bibliographiques, des données théoriques sur la transmission héréditaire des caractères hétérostyliques secondaires, et enfin cette phrase qui dans la pensée de M. Errera devait terminer son travail : « Il serait très intéressant d'examiner, pour les divers cas de fécondation possibles, la transmission héréditaire des caractères hétérostyliques principaux et secondaires, à la lumière des théories de Mendel, aujourd'hui remises en honneur. »

Institut botanique, le 18 septembre 1905. Joséphine Wery.

Dans un mémoire fait en collaboration avec mon ami, le regretté Gustave Gevaert, et dont la Société royale de Botanique a bien voulu accueillir la première partie dans son *Bulletin,* alors que les deux auteurs étaient encore de jeunes étudiants (1), — il y a vingt-sept ans de cela — nous annoncions en ces termes les deux autres parties qui devaient, dans notre esprit, en former le complément :

« Pour achever le programme que nous nous sommes donné dans ce travail, il nous reste à examiner plus spécialement l'hétérostylie et à faire connaître les résultats de nos observations sur le *Primula elatior.* Nous espérons aider à éclaircir, par là, les détails de structure des deux formes de cette espèce ; prouver qu'il existe des caractères hétérostyliques secondaires, à peu près comme il existe des caractères sexuels secondaires ; que l'on peut constater directement dans la nature le transport du pollen de l'une à l'autre forme de Primevère ; que la forme macrostyle est légèrement plus voyante que la forme microstyle, et que l'homme même paraît involontairement tenir compte de cette faible différence, etc. (2). »

(1) Gustave Gevaert, né le 12 février 1861, ne s'est plus occupé de botanique dans la suite. Il embrassa la carrière médicale, fut un médecin d'enfants très estimé et mourut, le 12 avril 1903, directeur de l'Hospice Roger de Grimberghe, à Middelkerke, non loin d'Ostende.

(2) L. Errera et G. Gevaert, *Sur la structure et les modes de fécondation des Fleurs et en particulier sur l'hétérostylie du* Primula elatior. Première partie. Voir p. 31.

Nous avions réuni, pendant les années 1876, 1877 et 1878, un assez grand nombre d'observations sur cette matière, mais nous désirions les multiplier encore. Les circonstances ne l'ont pas permis, l'un de nous s'étant consacré à la médecine, l'autre ayant été sollicité par des sujets d'études botaniques différents.

Des naturalistes qui s'intéressent aux questions de biologie florale se sont adressés à moi à diverses reprises pour me demander des éclaircissements sur les faits sommairement indiqués par les quelques lignes que l'on vient de lire : c'est ce qui m'excusera de revenir à ces « broutilles » scientifiques.

Dans un articulet de 1881 (1), j'ai déjà montré combien il est aisé de vérifier, chez les espèces hétérostyles, le transport du pollen de l'une des formes à l'autre. Cette constatation vient d'être répétée avec le même résultat (2).

Je voudrais extraire ici, de nos anciennes notes inédites, les données relatives à un second point.

Les deux sexes des espèces dioïques d'animaux et de plantes se distinguent entre eux, comme on sait, par une foule de traits sans connexité immédiate avec la différence sexuelle ; l'origine de ces caractères sexuels secondaires soulève maint problème important et délicat.

Il en va de même pour les deux ou les trois formes des espèces végétales hétérodistyles ou hétérotristyles.

(1) L. Errera, *Un moyen simple de constater la fécondation croisée chez les Primevères*, dans le *Bulletin de la Société royale de botanique de Belgique*, t. XX, 2e partie, séance du 5 février 1881.

(2) F. E. Weiss, *Further observations on the pollination of the Primrose and of the Cowslip*, dans *The new Phytologist*, 1904, III, nos 6-7, p. 168. Il convient de noter toutefois que l'auteur n'a pas pris la précaution de faire l'observation sur place.

§ 1er

Primula elatior Jacq.

Dans le centre de la Belgique, où ont été faites nos observations, les deux formes de *Primula elatior* Jacq. sont également fréquentes et croissent pêle-mêle. Pour s'en assurer, il ne faut pas se contenter de dénombrer les hampes d'un bouquet cueilli au hasard, mais compter sans exception toutes les hampes d'un espace naturel suffisamment étendu. C'est ainsi que dans un bois des environs de Bruxelles (Linthout) nous avons trouvé :

198 hampes macrostyles
contre 184 hampes microstyles;

près de là, dans une prairie (Woluwe) :

679 hampes macrostyles
contre 690 hampes microstyles;

soit ensemble :

877 hampes macrostyles
contre 874 hampes microstyles.

D'un tout autre côté des environs de Bruxelles (Groenendael), dans une prairie :

273 hampes macrostyles
contre 265 hampes microstyles.

*
* *

Le tableau suivant, qui résume de nombreuses mensurations, fait ressortir les caractères hétérostyliques principaux et secondaires des deux formes, telles qu'elles se rencontrent aux environs de Bruxelles (voir aussi la planche qui accompagne le mémoire de 1878) (1); les dimensions florales indiquées se rapportent à des fleurs en plein épanouissement.

PRIMULA ELATIOR JACQ.

CARACTÈRES DISTINCTIFS DES DEUX FORMES	MACROSTYLE	MICROSTYLE
Caractères principaux.		
Position relative des organes sexuels :		
distance de la base de la corolle jusqu'au milieu du stigmate	14mm4	6mm25.
distance de la base de la corolle jusqu'au milieu des anthères.	7mm35	14mm25.
Papilles stigmatiques . .	110μ	26μ.
Dimensions des grains de pollen	14μ sur 18μ5	25μ5 sur 33μ5

(1) Voyez page 236.

Caractères distinctifs des deux formes	Macrostyle	Microstyle
Caractères secondaires.		
Forme du stigmate (y compris les papilles) . . .	Plus sphéroïdale. . 0mm97 de large sur 0mm75 de haut.	Plus aplatie. 0mm74 de large sur 0mm47 de haut.
Dimensions des anthères .	0mm48 de large sur 1mm7 de haut.	0mm51 de large sur 1mm8 de haut.
Nombre des cannelures des grains de pollen . . .	6; assez souvent 7, quelquefois 5	7; assez souvent 8.
Diamètre du limbe de la corolle.	23 millimètres . .	19 millimètres.
Longueur du tube de la corolle.	13mm6	15mm2.
Longueur du limbe d'un pétale	10mm75	8mm65.
Forme du limbe des pétales	Ordinairement peu rétréci à la base .	Ordinairement fort rétréci à la base.
Largeur de l'ouverture de la corolle	Un peu plus petite .	Un peu plus grande.
Longueur de la hampe depuis son insertion jusqu'à la naissance des pédicelles floraux	196 millimètres . .	172 millimètres.
Forme des feuilles . . .	Relativement plus longues et moins larges ; rapport moyen de la longueur (mesurée depuis la base du pétiole jusqu'à l'extrémité du limbe) à la largeur maximum = 2,86 : 1 ; et dans un bois très ombragé = 3,63 : 1.	Relativement plus larges et moins longues ; rapport moyen de la longueur à la largeur maximum = 2,41 : 1 ; et dans un bois très ombragé = 3,11 : 1.
Poids moyen de 100 graines mûres	41mgr8	44mgr1.

On remarque donc que les pieds macrostyles — outre les différences bien connues dans l'insertion des étamines et la longueur du style, la grosseur du pollen et la longueur des papilles stigmatiques — présentent généralement :

Les stigmates plus sphéroïdaux que les pieds microstyles;

Les anthères un peu plus petites;

Une cannelure de moins aux grains de pollen;

Le limbe de la corolle un peu plus grand, mais son tube d'autant plus court;

Le limbe des pétales moins rétréci à la base;

L'ouverture du tube de la corolle un peu moindre;

La hampe plus haute;

Les feuilles un peu plus longues par rapport à leur largeur;

Les graines moins lourdes de quelques pour-cent.

Il y a lieu encore de signaler que :

La teinte moyenne des fleurs macrostyles (vues en masse) est légèrement plus foncée que celle des microstyles;

Elles paraissent présenter, un peu plus que les microstyles, la tendance à des variations florales en plus (fleurs hexamères, par exemple), tandis que les microstyles semblent avoir plutôt une tendance aux variations florales en moins (fleurs tétramères, par exemple);

Par suite de la bifidité ordinaire des carpelles, les capsules s'ouvrent à la maturité avec 6-12 dents, les macrostyles ayant le plus souvent 9 ou 10 dents, les microstyles 8 ou 9;

En revanche, les graines des pieds macrostyles sont, nettement, de moins belle qualité, en moyenne, que celles des microstyles; celles-là étant souvent recro-

quevillées, irrégulières, à faces déprimées et concaves, peu uniformes entre elles, tandis que celles-ci ont les faces planes ou convexes, sont de belle venue et de grosseur assez uniforme. D'accord avec cela, nous avons déjà dit que ces dernières pèsent un peu davantage.

Au point de vue de la fécondation, les trois particularités suivantes des fleurs microstyles méritent d'être notées :

Quand elles sont très jeunes, le tube de la corolle y est très peu développé, et les étamines se trouvent, de la sorte, au niveau du stigmate : les anthères s'ouvrent d'ordinaire dès ce moment (bien avant l'épanouissement de la corolle), ce qui amène sur le stigmate un dépôt abondant de pollen autogamique;

D'autre part, les fleurs microstyles ont, assez souvent, les anthères mangées par les limaces; cela ne se produit pas pour les étamines, mieux protégées, des fleurs macrostyles;

Enfin, l'orifice un peu plus large du tube de la corolle des microstyles permet aux Hyménoptères d'y enfoncer la tête plus avant que dans les macrostyles, — détail qui a échappé à Hermann Müller (1) — de sorte qu'avec une même longueur de trompe les Insectes peuvent épuiser le nectar des deux formes, malgré la profondeur plus grande du tube corollin des microstyles.

*
* *

A côté des différences plus ou moins marquantes que nous venons de passer en revue, il existe toute une série de caractères absolument pareils chez les deux formes de *Primula elatior* du centre de la Belgique.

(1) H. Müller, *Befruchtung der Blumen*, p. 347. Leipzig, 1873.

NOMBRE DE FLEURS PAR HAMPE	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21
Nombre de hampes de chacune de ces catégories																					
Macrostyles . . . . . (255 hampes examinées)	2	12	16	20	54	27	22	30	23	11	12	7	4	3	2	3	2	0	1	3	1
Microstyles . . . . . (262 hampes examinées)	6	14	25	12	31	33	30	23	19	16	15	5	14	3	3	3	2	3	4	1	0
	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
TOTAL : 517 hampes.	8	26	41	32	85	60	52	53	42	27	27	12	18	6	5	6	4	3	5	4	1

Le nombre moyen de fleurs par hampe est le même : 7, — avec 1 pour minimum et 20 chez les microstyles, 21 chez les macrostyles, pour maxima observés (1). Voici d'ailleurs (voyez le tableau page 245) le relevé de 250 hampes, environ, de chaque sorte (provenant, sans choix, de diverses localités des environs de Bruxelles) sur lequel cette conclusion est fondée : il va de soi que des statistiques beaucoup plus étendues seraient nécessaires pour déterminer s'il y a quelque légère différence entre la courbe de variation des macrostyles et celle des microstyles (2).

Les deux sortes de fleurs ont le même faible parfum, rappelant celui de la pêche.

Racines et tiges ne nous ont présenté, ni au point de vue extérieur ni pour la structure interne, aucune différence entre les pieds macrostyles et les microstyles; l'épiderme de la tige, les poils dont elle est pourvue sont identiques de part et d'autre. Les ovaires sont semblables et renferment 50 à 60 ovules.

§ 2

Quelques conséquences

Le léger excès de diamètre des corolles et leur coloris un peu plus accentué, joints à leurs hampes plus élevées (de 2 centimètres au moins, en moyenne) suffisent à

(1) Je laisse de côté une hampe exceptionnelle, macrostyle, représentant probablement une « fasciation » et portant trente-deux fleurs.

(2) Pour autant que le dénombrement ci-dessus autorise un jugement, il semble, d'après les chiffres relatifs au total des 517 hampes, que certains nombres soient plus fréquents que leurs deux voisins et constituent, par conséquent, des maxima secondaires : tel est le cas de 3, 5, 8, 13, qui appartiennent à la série bien connue.

rendre les fleurs des pieds macrostyles un peu plus voyantes que celles des microstyles (1).

A son insu, l'Homme tient compte de ces faibles différences : en cueillant un bouquet, il opère donc souvent une sélection involontaire. Aussi, malgré l'égale fréquence des deux sortes d'individus de *Primula elatior* aux environs de Bruxelles, voit-on généralement les macrostyles prédominer d'une manière notable dans les bouquets qui, chaque printemps, arrivent au marché.

Quatre bouquets achetés au hasard à la fin d'avril et au début de mai 1877 ont présenté, par exemple, les rapports suivants du nombre de hampes macrostyles aux hampes microstyles : 92 : 22; 68 : 46; 67 : 28; 110 : 68; soit ensemble : 337 : 164.

Un autre bouquet, cueilli pour nous par une personne non prévenue (à Groenendael, le 25 avril 1877) : 61 : 25.

La prépondérance n'est pas toujours aussi marquée, mais nous l'avons constatée très généralement, quoique des exceptions se présentent parfois.

Un exemple significatif fut observé à Woluwe. Nous venions d'y constater, le 8 avril 1877, dans une prairie, l'égalité de nombre presque rigoureuse des deux sortes d'individus (679 : 690; voyez ci-dessus, p. 240). Pendant ce temps, un enfant de la campagne cueillait un gros bouquet dans la prairie immédiatement contiguë : celui-ci renfermait une forte majorité de hampes macrostyles : 88 : 54.

(1) Il ne nous a pas paru que les macrostyles tendent à fleurir avant les microstyles, comme DARWIN l'indique pour les *Primula officinalis* et *P. sinensis* (*Different Forms of Flowers*, 1877, pp. 16 et 39) et KERNER pour le *P. auricula* (*Pflanzenleben*, II, p. 390); tandis que le contraire aurait lieu pour *P. longiflora* (KERNER, *ibidem*). Mais nous avons eu le tort de ne pas accorder une attention spéciale à ce point.

Mais dans un endroit où beaucoup de fleurs auront été cueillies et où la préférence pour les macrostyles aura pu s'exercer pendant quelque temps, il arrivera nécessairement qu'il reste à la longue un excès de microstyles; et ainsi, vers la fin de la saison, les bouquets qu'on y cueillera seront formés en majorité de cette dernière forme. C'est ce que nous avons constaté au bois de la Cambre, près de Bruxelles, à la mi-avril 1876.

L'intérêt de ces observations me paraît résider en ceci. Les adversaires de la théorie darwinienne de la sélection naturelle objectent volontiers qu'on ne peut admettre un choix sans supposer une intention de choisir. Or, les bouquets de Primevères nous montrent que cela est possible et qu'un choix inconscient n'a rien de contradictoire : l'Homme, véritablement, choisit ici sans choisir.

*
* *

Il faudrait rechercher si les Insectes fécondateurs — notamment les Hyménoptères que nous avons souvent vus voler d'une forme de Primevère à l'autre — ont, comme l'Homme, une tendance à aller d'abord vers les pieds macrostyles d'une même habitation (1).

Il en résulterait, en effet, qu'à l'état sauvage, les fleurs macrostyles seraient assez souvent fécondées par

(1) Chez les plantes diclines entomophiles, les fleurs mâles (ou les hermaphrodites) ont généralement pour caractère sexuel secondaire d'être plus voyantes que les femelles : c'est la « loi de Sprengel », comme on l'a appelée (voir, à ce sujet, Errera et Gevaert, *loc. cit.*, p. 137), et l'on admet que les Insectes visitent d'abord les fleurs mâles (ou hermaphrodites). Cet ordre de visites a été directement constaté dans quelques cas par Hermann Müller (*Befruchtung der Blumen*, p. 415, fleurs ♂ et ♀ de *Valeriana dioica;* p. 330, fleurs ♂ et ♀ de *Mentha arvensis*); mais il ne serait pas superflu de multiplier de telles observations.

du pollen d'autres fleurs de la même forme, — ce qu'on peut appeler, avec Darwin (1), une union « homomorphe » ou « illégitime », — tandis que les microstyles seraient plus fréquemment l'objet d'une union « légitime » ou « hétéromorphe », c'est-à-dire fécondées par du pollen de l'autre forme préalablement visitée.

Cette remarque se justifie encore davantage si l'on réfléchit à la place qu'occupent les deux sortes de pollen sur la trompe des Insectes butineurs. Le pollen des fleurs macrostyles adhère surtout au milieu de la trompe et vient forcément en contact avec le stigmate d'une autre fleur macrostyle au moment où l'Insecte y insinue sa trompe et au moment où il l'en retire; tandis que le pollen des microstyles, adhérant à la tête de l'Insecte ou tout à la base de sa trompe, n'a guère de chance d'arriver en contact avec les stigmates d'autres fleurs microstyles.

Or, on sait que l'efficacité fécondatrice du pollen hétéromorphe est, chez les Primevères, très supérieure à celle du pollen homomorphe : ainsi s'expliquerait fort simplement la fertilité moindre des pieds macrostyles comparée à celle des microstyles, les uns et les autres étant abandonnés aux visites naturelles des Insectes. Cette fertilité moindre avait déjà été signalée pour des espèces voisines : le *Primula officinalis* et le *P. acaulis*, par Darwin (2), pour le *P. auricula*, par J. Scott (3). Elle a d'autant plus besoin d'explication

(1) Ch. Darwin, *Different Forms of Flowers*, 1877, p. 24.

(2) Ch. Darwin, *On the two forms, or dimorphic condition, in the species of* Primula, *and on their remarkable sexual relation. (Journal of the Proceedings of the Linnean Society*, 1862, vol. VI, pp. 79 et 82.) — Idem, *Different Forms of Flowers*, 1877, pp. 17 et 36.

(3) John Scott, *Observations on the functions and structure of the reproductive organs in the* Primulaceae. *(Journal of the Proceedings of the Linnean Society*, 1864, vol. VIII, p. 87.)

que, chez le *Primula officinalis* tout au moins, la fertilité des individus macrostyles est, au contraire, plus grande que celle des microstyles, lorsque tous deux sont fécondés artificiellement de la même manière (soit homomorphiquement, soit hétéromorphiquement) : cela ressort, à n'en pas douter, des expériences de Darwin (1) et de J. Scott (2). Dans le cas de *Primula elatior* et de *P. acaulis* (3), la fertilité des deux sortes d'individus paraît être sensiblement la même lorsqu'ils sont tous deux fécondés « légitimement ».

*
* *

Une autre particularité curieuse trouverait encore son explication, si réellement les Insectes visitent en général les pieds macrostyles des Primevères avant les microstyles. Dans ce cas, il serait très important que l'union « illégitime » eût conservé une certaine efficacité chez les macrostyles, où elle se réaliserait assez souvent, tandis qu'elle pourrait impunément avoir perdu presque toute valeur chez les microstyles, où l'arrivée du pollen « légitime » serait bien mieux assurée. Or, on constate précisément une différence extraordinaire dans la fertilité des deux sortes de pieds, lorsque tous deux sont « illégitimement » fécondés : chez *Primula officinalis,* Darwin a trouvé, comme nous l'avons dit (4), que le rapport (en poids) des graines produites par cent bonnes capsules issues

(1) Darwin, *Different Forms of Flowers,* 1877, p. 25 : Le poids des graines données par 100 bonnes capsules de macrostyles × pollen de microstyles : macrostyles × pollen de macrostyles : microstyles × pollen de macrostyles : microstyles × pollen de microstyles :: 62 : 42 : 44 : 30.

(2) J. Scott, *loc. cit.*, p. 107.

(3) Ch. Darwin, *Different Forms of Flowers,* pp. 33 et 37.

(4) Voyez ci-dessus, note 1.

de la fécondation illégitime par du pollen d'autres pieds homomorphes est :

Macrostyles (illégitime) : microstyles (illégitime) :: 42 : 30;

chez *Primula sinensis* (1), il a obtenu de même, en comparant les poids moyens des graines par capsule :

Macrostyles (illégitime) : microstyles (illégitime) :: 45 : 23;

et en comparant chez *Primula elatior, P. acaulis* et *P. sinensis,* non plus les poids, mais les nombres moyens de graines par capsule, les rapports suivants (2) :

Primula elatior : macrostyles (illégitime) : microstyles (illégitime) :: 22.7 : 12.1

Primula acaulis : macrostyles (illégitime) : microstyles (illégitime) :: 52.2 : 18.8

Primula sinensis : macrostyles (illégitime) : microstyles (illégitime) :: 35 : 25

Il faut ajouter, toutefois, que HILDEBRAND (3) (sur des plantes de *Primula sinensis* apparemment moins vigoureuses que celles de DARWIN) a obtenu à peu près autant de graines d'origine illégitime pour les macrostyles et pour les microstyles :

Macrostyles (illégitime) : microstyles (illégitime) :: 18 : 20;

mais, dans le cas de la fécondation d'une fleur par son propre pollen, il a trouvé la disproportion habituelle (4) :

Macrostyles (illégitime) : microstyles (illégitime) :: 17 : 8.

De même aussi pour *Hottonia palustris* (5) :

Macrostyles (illégitime) : microstyles (illégitime) :: 77.5 : 18.7.

(1) CH. DARWIN, *op. cit.*, p. 39.

(2) IDEM, *ibidem*, pp. 33, 37 et 39.

(3) HILDEBRAND, cité dans DARWIN, *op. cit.*, p. 41.

(4) Il résulte d'un tableau donné par DARWIN (*op. cit.*, p. 48) que sur les neuf espèces de *Primula* étudiées par lui et par J. SCOTT, seul le *P. auricula* a une fertilité plus grande, dans le cas de fécondation illégitime, pour les fleurs microstyles que pour les macrostyles. Cette exception est inexpliquée.

(5) H. MÜLLER, *Befruchtung der Blumen*, p. 351; chiffres recalculés par DARWIN, *op. cit.*, p. 52.

*
* *

Mais un autre facteur corrige et compense, dans une certaine mesure, l'action de ceux dont nous venons de parler (1).

[On sait que chez les espèces hétérostyles, les fécondations homomorphes donnent une prépondérance de descendants de la forme même, tandis que les fécondations hétéromorphes donnent à peu près une égalité des deux sortes de descendants (2).

Si donc les choses se passaient uniquement comme nous venons de le dire, il y aurait à la longue une prépondérance de plus en plus marquée de pieds macrostyles, puisque chez ceux-ci, ainsi que le dit Errera (3), les visites d'Insectes provoqueraient surtout des fécondations homomorphes alors qu'elles détermineraient plutôt des fécondations hétéromorphes chez les microstyles.

Or, il est très important que tous les facteurs qui pourraient donner une prépondérance à l'une ou à l'autre forme se compensent très exactement. Car on sait, par la « loi de Delbœuf », comment toute prépondérance, quelque faible qu'elle soit, doit aller peu à peu accentuant ses effets. Cela est particulièrement vrai dans le cas des Primevères, où deux causes ne

(1) C'est jusqu'en ce point que Léo Errera avait rédigé son manuscrit.

(2) Errera avait l'intention de revenir sur ces faits dans une note qui devait faire suite à celle-ci et qu'il se proposait d'intituler : *Sur l'application de la théorie de Mendel aux espèces hétérostyles.*

(3) Voyez p. 248.

manqueraient pas d'accroître de plus en plus tout excès numérique de l'une des formes : 1° la faculté de multiplication asexuelle de cette espèce vivace, ce qui détermine la formation de véritables colonies d'une seule forme autour de chaque pied vigoureux; 2° l'hérédité qui tend à maintenir, à la suite des fécondations illégitimes, la forme qui porte les graines.

Or, de nombreux dénombrements, faits dans différentes stations des environs de Bruxelles (1), nous ont révélé une égalité dans le nombre de hampes des deux sortes de fleurs.

Un correctif compensateur existe donc, dans le cas qui nous occupe, qui empêche cette prépondérance de la forme macrostyle et maintient l'équilibre. Le voici : l'organisation des fleurs microstyles, la contiguïté juvénile du stigmate et des anthères, la position relative de ces organes à l'état adulte, position qui favorise, au moindre mouvement de la plante, la chute de grains de pollen sur la surface stigmatique, sont autant de raisons qui déterminent chez les formes microstyles un dépôt fréquent de pollen de la fleur même, tandis qu'il n'en est pas de même chez les macrostyles. Cette autogamie très fréquente est, il est vrai, nous l'avons vu, très peu fertile, mais elle n'en donne pas moins une certaine quantité de graines qui produiront en grande majorité des pieds microstyles.

*
* *

De sorte qu'on peut avec une certaine probabilité

(1) Voyez le tableau I, page 256.

d'exactitude entrevoir l'enchaînement suivant de circonstances :

De par leur structure même, les pieds microstyles des espèces hétérostyles sont, ainsi que nous venons de le rappeler, plus exposés que les macrostyles à la fécondation directe (autogamie), et ce fait tendrait à amener par hérédité une prépondérance des pieds microstyles.

En raison des avantages incontestables de la fécondation croisée, la sélection naturelle doit donc tendre à conserver et à développer toute variation qui compense l'action précédente et maintient l'égalité de nombre des deux sortes de pieds.

Nous pouvons donc nous attendre à voir chez les espèces hétérostyles des détails de structure qui amènent, en revanche, un certain excès compensateur de fécondations homomorphes chez les pieds macrostyles.

Ce sera, par exemple, la chute de la corolle après la floraison qui déposera sur les stigmates des fleurs macrostyles une certaine quantité de leur pollen; ou bien le même résultat sera atteint parce qu'elles fleurissent un peu plus tôt (1); ou bien encore, ce sera l'existence de caractères secondaires qui rendra les macrostyles un peu plus voyantes et provoquera chez les Insectes une légère tendance à les visiter en premier lieu.

C'est, en effet, le cas chez nos Primevères, ainsi que le montrent les observations exposées au paragraphe suivant.

(1) Ch. Darwin, *Different Forms of Flowers*, 1877, pp. 16 et 39, et Kerner, *Pflanzenleben*, II, p. 390.

§ 3

Compte rendu des observations sur *Primula elatior*

Les observations résumées dans les tableaux qui suivent ont été faites au cours des années 1876-1877-1878, par L. Errera, G. Gevaert et Destrée, et en 1905, par L. Errera et J. Wery. Elles avaient pour but d'élucider les points suivants, qui vérifient l'existence des caractères hétérostyliques secondaires :

1° Les deux formes de *Primula elatior* sont-elles également fréquentes dans les stations naturelles?

2° Un promeneur non prévenu a-t-il une tendance à cueillir l'une de préférence à l'autre?

3° L'une des deux formes a-t-elle une tendance à fleurir la première?

4° Dans les fleurs jeunes (avant l'épanouissement), les stigmates sont-ils presque de niveau avec les anthères déjà ouvertes, et cette particularité s'observe-t-elle également dans les deux sortes de fleurs?

5° Les Insectes ont-ils une tendance à visiter les deux sortes de pieds d'une même station dans un ordre déterminé?

6° Y a-t-il, à l'état naturel, plus de gros pollen (microstyle) sur les stigmates macrostyles que de petit pollen (macrostyle) sur les stigmates microstyles, ou l'inverse?

7° Observe-t-on des changements dans la direction des fleurs suivant leur âge ou l'heure de la journée?

I. — Fréquence relative des deux formes dans les stations naturelles (aux environs de Bruxelles)

Date	Station	Total des hampes	Macrostyles	Microstyles	*Observateur*
13 avril 1876	Bois de la Cambre . .	28	9	19	L. Errera.
8 avril 1877	Bois de Linthout. . .	120	52	68	Id.
Id.	Id. . . .	92	60	32	Destrée.
Id.	Id. . . .	169	86	83	Gevaert.
Id.	Woluwe, prairie entre deux ruisseaux : 1er ruisseau . .	302	143	159	L. Errera.
	Woluwe, prairie entre deux ruisseaux : prairie . . .	994	505	489	Id.
	Woluwe, prairie entre deux ruisseaux : 2e ruisseau . .	73	31	42	Id.
23 mars 1905	Bois à Bergh . . .	158	75	83	J. Wery.
Id.	Clairière à Bergh. . .	466	240	226	Id.
26 mars 1905	Bois de Braine-le-Château.	237	108	129	Id.
2 avril 1905	Talus à Wesembeek. .	15	11	4	L. Errera.
Id.	Laerenbeekbosch à Jette.	87	47	40	J. Wery.
9 avril 1905	Woluwe-Saint-Lambert, prairie propriété Malou.	1,586	847	739	L. Errera.
Id.	Laerenbeekbosch à Jette.	128	68	60	J. Wery.
Id.	Prairie, lisière du Laerenbeekbosch, à Jette.	96	50	46	Id.
16 avril 1905	Taillis à Woluwe-Saint-Lambert.	1,173	580	593	L. Errera.
Id.	Clairière, Laerenbeekbosch à Jette.	300	154	146	J. Wery.
	Totaux. . .	6,024	3,066	2,958	

Soit pour 100 hampes 50.8 de macrostyles et 49.2 de microstyles, ce qui représente un léger excès, 1.6 % de macrostyles. Les deux formes se présentent donc en nombre sensiblement égal dans les stations naturelles des environs de Bruxelles.

Il importait toutefois de vérifier si les hampes de l'une des formes ne portent pas un plus grand nombre de fleurs que celles de l'autre forme.

Des numérations faites en 1876 et 1877, par ERRERA, DESTRÉE et GEVAERT, sur des inflorescences cueillies au bois de la Cambre, au bois de Linthout, à Woluwe et à Groenendael, et qui sont exposées dans le tableau page 245, ont donné :

Pour 255 hampes macrostyles, 1,819 fleurs ; moyenne par hampe : 7.13 fleurs.

Pour 262 hampes microstyles, 1,961 fleurs ; moyenne par hampe : 7.48 fleurs.

Il semble donc qu'il y ait aussi égalité dans le nombre moyen de fleurs portées par les hampes des deux formes.

II. — ATTRACTION RELATIVE EXERCÉE SUR L'HOMME PAR LES DEUX FORMES

Le 8 avril 1877, ERRERA acheta à un enfant un bouquet de Primevères (1) qui venait d'être cueilli dans la prairie de Woluwe contiguë à celle dont le relevé est donné dans le tableau ci-contre (8 avril 1877), et où il y avait à peu près égalité des deux sortes de hampes. Ce bouquet contenait 142 hampes, dont 88 macrostyles et 54 microstyles. Il y avait donc lieu de se demander si l'Homme, inconsciemment attiré par le léger excès de taille des fleurs macrostyles, ne les cueille pas de préférence.

(1) C'est le bouquet dont il est question p. 247.

De multiples observations sont venues démontrer l'exactitude de cette supposition. On a compté le nombre des fleurs de chaque forme contenues dans des bouquets achetés au marché ou cueillis par des promeneurs non prévenus, souvent dans les espaces naturels dont le relevé figure dans le tableau I, et l'on a obtenu les chiffres suivants :

Date	Provenance des Bouquets	Total des hampes	Macrostyles	Microstyles	*Observateur*
8 avril 1877	Prairie à Woluwe-Saint-Pierre.	142	88	54	L. Errera.
Avril 1877	Prairies de Carloo . .	112	60	52	Id.
Id.	Id. . .	61	38	23	Id.
25 avril 1877	Groenendael	86	61	25	Id.
27 avril 1877	Prairies de Carloo . .	63	32	31	Id.
28 avril 1877	Bouquet acheté au marché.	114	92	22	Id.
Id.	Id.	114	68	46	Id.
Id.	Id.	95	67	28	Id.
29 avril 1877	Prairie de Carloo. . .	49	31	18	Id.
22 mars 1878	Bouquet acheté au marché.	84	46	38	Id.
Id.	Id.	74	34	40	Id.
Id.	Id.	84	50	34	Id.
25 mars 1878	Id. provenant des environs de Hal.	76	39	37	Id.
Id.	Id.	90	52	38	Id.
27 mars 1878	Id. provenant de Beersel.	89	60	29	Id.
Id.	Id.	89	42	47	Id.
Id.	Id.	120	66	54	Id.
	A reporter . .	1,542	926	616	

DATE	PROVENANCE DES BOUQUETS	Total des hampes	Macrostyles	Microstyles	*Observateur*
	REPORT. . .	1,542	926	616	
29 mars 1878	Bouquet provenant de Droogenbosch	106	48	58	L. ERRERA.
Id.	Id.	122	56	66	Id.
1er avril 1878	Id. acheté au marché.	21	12	9	Id.
Id.	Id.	26	12	14	Id.
Id.	Id.	36	15	21	Id.
Id.	Id.	54	23	31	Id.
Id.	Id.	63	35	28	Id.
Id.	Id.	65	37	28	Id.
3 avril 1878	Id.	99	52	47	Id.
26 mars 1905	Lisière du bois, Braine-le-Château.	182	76	106	J. WERY.
Id.	Bois, Braine-le-Château.	125	66	59	Id.
27 mars 1905	Prairie, lisière du bois de la Cambre.	209	105	104	Id.
29 mars 1905	Bords d'un chemin, bois de Bergh.	72	24	48	Id.
30 mars 1905	Prairie à Boitsfort . .	233	131	102	Id.
2 avril 1905	Laerenbeekbosch à Jette.	66	43	23	Id.
3 avril 1905	Prairie à Boitsfort . .	160	95	65	Id.
9 avril 1905	Laerenbeekbosch à Jette. (Trois personnes différentes.)	69	40	29	Id.
		67	34	33	Id.
		87	50	37	Id.
16 avril 1905	Taillis, Woluwe-Saint-Lambert.	223	126	97	L. ERRERA.
Id.	Laerenbeekbosch à Jette.	129	79	50	J. WERY.
25 avril 1905	Taillis, Woluwe-Saint-Lambert.	92	50	42	L. ERRERA.
	TOTAUX. . .	3,848	2,135	1,713	

Soit pour 100 hampes cueillies, 55.5 de macrostyles et 44.5 de microstyles, ce qui représente un excès de 11 % de macrostyles.

Alors donc que le dénombrement de toutes les hampes rencontrées dans différents espaces naturels ne nous a révélé qu'un léger excès, 1.6 %, de hampes macrostyles, on constate dans les bouquets cueillis, souvent dans les mêmes endroits, par des personnes non prévenues, un excès de 11 % de hampes macrostyles. Un choix involontaire a donc présidé à la confection de ces bouquets, amenant un excès nouveau de 11 % — 1.6 % = 9.4 % de hampes macrostyles.

En réalité, même la supériorité numérique des hampes macrostyles doit être plus grande, car une cause d'erreur tendant à diminuer la proportion de fleurs macrostyles s'est glissée ici. En effet, puisque l'Homme est attiré davantage par les fleurs macrostyles, on conçoit que dans un endroit où souvent des bouquets ont été cueillis, on finira par obtenir une proportion très forte de hampes microstyles, de sorte qu'alors les bouquets ne contiendront plus l'excès habituel.

Or, on constate qu'il en est réellement ainsi :

1° Au bois de la Cambre, où beaucoup de promeneurs cueillent des Primevères, il reste un fort excès de hampes microstyles (1);

2° Dans les bouquets cueillis à Carloo, les macrostyles sont encore en majorité, mais si légèrement qu'Errera soupçonna les pelouses de Carloo d'avoir été déjà visitées par des amateurs de fleurs (2); il apprit que cette supposition était parfaitement exacte;

3° De même, des deux bouquets cueillis dans le bois de Braine-le-Château, l'un, composé à la lisière du

(1) Voyez page 256, tableau I, 13 avril 1876.
(2) Voyez page 258, tableau II, avril 1877.

bois, renfermait une forte majorité de microstyles, tandis que le second, cueilli beaucoup plus en avant dans le bois, contenait un excès de hampes macrostyles (1). Or, le long du chemin, nous avions rencontré des enfants de Braine-le-Château porteurs de bouquets de Primevères qu'ils avaient cueillis en passant à la lisière du bois;

4° Enfin, le bouquet provenant des bords d'un chemin à Bergh (2), là où beaucoup de fleurs avaient vraisemblablement été cueillies, renferme une majorité extraordinaire de hampes microstyles;

5° Par contre, il est très intéressant de constater que dans des endroits où l'examen de toutes les plantes avait révélé une égalité de hampes des deux formes (tableau I), des personnes non prévenues cueillent des bouquets renfermant un excès de macrostyles.

STATION	DATE	Dénombrement des hampes de la station (voir tableau I)		Dénombrement des hampes de bouquets cueillis dans la même station (voir tableau II)	
		Macro.	Micro.	Macro.	Micro.
Laerenbeekbosch à Jette.	2 avril 1905.	47	40	43	23
Taillis à Woluwe-Saint-Lambert	16 avril 1905.	580	593	126	97
Clairière, Laerenbeek-bosch à Jette	Id.	154	146	79	50

(1) Voyez page 259, tableau II, 26 mars 1905.
(2) Voyez page 259, tableau II, 29 mars 1905.

III. — Précocité (de floraison) relative des deux formes

D'après Darwin (1), la forme macrostyle de *Primula officinalis* aurait une tendance à fleurir plus tôt que la forme microstyle, et il en serait de même pour *P. sinensis* (2), *P. Auricula* (3). Au contraire, chez *Primula longiflora* (4), la forme microstyle serait la plus précoce.

Au cours des observations faites tout au début du printemps, il nous avait paru que le degré de floraison était également avancé chez les deux formes florales de *Primula elatior*, mais il importait de vérifier la chose d'une manière plus précise et plus rigoureuse.

Les Primevères cueillies à Woluwe-Saint-Lambert, le 9 avril 1905, furent examinées à ce point de vue.

Il y avait :

Sur les 847 hampes macrostyles, en tout 473 boutons,
soit 55.9 boutons pour 100 hampes macrostyles ;
Sur les 739 hampes microstyles, en tout 492 boutons,
soit 66.6 boutons pour 100 hampes microstyles.

Comme d'après les observations de Léo Errera le nombre moyen de fleurs par hampe est le même pour les deux formes (environ 7 par hampe), il semble résulter des chiffres ci-dessus que les microstyles soient un peu moins avancées et fleurissent par conséquent probablement un peu après les macrostyles.

Mais dans une partie des hampes cueillies le 16 avril 1905 dans les taillis de Woluwe-Saint-Lambert, on

(1) Ch. Darwin, *Different Forms of Flowers*, p. 17.
(2) Idem, *ibidem*, p. 39.
(3) Kerner, *Pflanzenleben*, II, p. 390.
(4) Idem, *ibidem*, p. 390.

dénombre le lendemain (17 avril 1905) les boutons, les fleurs épanouies et les fleurs déjà fanées.

Il y avait 274 hampes macrostyles présentant :

37 boutons,
837 fleurs épanouies,
751 fleurs fanées,

Soit ensemble 1,625 fleurs, ou en moyenne $\frac{1,625}{274} = 5.93$ fleurs par hampe;

et 246 hampes microstyles présentant :

18 boutons,
674 fleurs épanouies,
621 fleurs fanées,

Soit ensemble 1,313 fleurs, ou en moyenne $\frac{1,313}{246} = 5.34$ fleurs par hampe.

Il y a donc ici $\frac{3,700}{274} = 13.5$ boutons pour 100 hampes macrostyles; et $\frac{1,800}{246} = 7.3$ boutons pour 100 hampes microstyles.

Si l'on prend comme base un nombre de 100 fleurs de chaque sorte, on trouve qu'il y a :

Pour 100 fleurs macrostyles :

2.3 boutons,
51.5 fleurs épanouies,
46.2 fleurs fanées,

et pour 100 fleurs microstyles :

1.4 bouton,
51.3 fleurs épanouies,
47.3 fleurs fanées.

Dans ce lot, les microstyles sont un peu plus avancées que les macrostyles. Ce résultat est donc l'opposé du précédent, et l'on peut conclure qu'il ne semble pas y avoir de différence sensible entre les deux époques de floraison.

IV. — Position relative du stigmate et des anthères dans les deux sortes de fleurs

Observations faites sur des *Primula elatior* cueillis dans le bois de Braine-le-Château, le 26 mars 1905.

a) Examen d'une inflorescence macrostyle présentant des fleurs épanouies, d'autres à peine épanouies, un bouton floral dont le calice commence à s'entr'ouvrir et des boutons floraux encore complètement fermés.

Dans la fleur à peine épanouie, les anthères sont placées un peu moins haut que dans la fleur largement épanouie, le tube de la corolle étant plus court. Le style est aussi long que celui de la fleur bien éclose, il dépasse un peu la gorge de la corolle, et de $7^{mm}5$ le sommet des anthères.

Dans le bouton floral prêt à s'épanouir, le tube de la corolle est plus court encore, les anthères sont placées plus bas que dans la fleur à peine épanouie, les divisions de la corolle encore petites et reployées les unes par-dessus les autres sont dépassées par le style qui est un peu plus court que dans les fleurs précédemment examinées, mais qui dépasse encore de 5 millimètres le sommet des anthères.

Dans le petit bouton floral encore complètement fermé, le tube de la corolle est très court, les anthères sont placées presque au fond du bouton et sont déjà dépassées de 1 millimètre par la surface stigmatique.

b) Examen d'une inflorescence microstyle, présentant également des fleurs aux différents stades d'épanouissement.

Dans la fleur à peine épanouie, le tube de la corolle n'ayant pas encore atteint sa longueur définitive, les

anthères sont placées 3 millimètres plus bas que dans la fleur bien épanouie, le style a acquis toute sa croissance, le stigmate est situé 3 millimètres plus bas que la base des anthères.

Dans le bouton floral prêt à s'épanouir, les anthères sont placées 3 millimètres plus bas que les anthères des fleurs précédemment examinées, le tube de la corolle étant plus court. Le style ayant déjà sa longueur normale, la surface stigmatique touche la base des anthères.

Dans le bouton floral complètement fermé, le sommet des anthères, lesquelles ont à peu de chose près leurs dimensions normales, arrive à la même hauteur que le sommet des divisions de la corolle en préfloraison, le tube corollin étant pour ainsi dire nul. Le style n'est que de 1 millimètre plus court que dans les cas précédents, et le stigmate touche les anthères au tiers de leur longueur vers le bas.

Donc, dans les fleurs microstyles à l'état de bouton, le stigmate est en contact avec les anthères, tandis que dans les macrostyles, il les dépasse : la croissance de la corolle étant en quelque sorte en retard sur celle du style et celui-ci ayant déjà à peu près sa longueur avant l'allongement de celle-là (1).

Je ferai remarquer, cependant, que dans aucun des boutons de cette inflorescence microstyle, les anthères ne s'étaient ouvertes avant l'épanouissement de la fleur (2). Cette déhiscence hâtive des anthères,

(1) Ce fait, qui a été vérifié sur plusieurs inflorescences, est en contradiction avec l'affirmation donnée par W. BREITENBACH, *Botanische Zeitung*, 1880, t. XXXVIII, p. 577; d'après lui, les stades jeunes des fleurs hétérostyles seraient homostyles.

(2) Je n'ai toutefois étudié aucune autre inflorescence microstyle à ce point de vue.

signalée à la page 244 du présent travail, avait été observée par ERRERA. Je retrouve dans ses notes de 1876 :

« Dans une fleur non encore épanouie, je vois des grains de pollen sur le style, dus évidemment à une autofécondation, à moins que je ne les aie fait tomber en ouvrant violemment la fleur. La grande abondance du pollen dans les anthères déjà ouvertes alors que la fleur ne l'est pas encore, me fait croire à une autofécondation. »

V. — ERRERA n'a pu s'assurer, ainsi qu'il le désirait, si les Insectes ont une tendance à visiter les fleurs de *Primula elatior* dans un ordre déterminé.

VI et VII. — PRÉPONDÉRANCE RELATIVE DE CHAQUE ESPÈCE DE POLLEN SUR LES STIGMATES DES DEUX SORTES DE FLEURS ET CHANGEMENTS DE DIRECTION DES FLEURS SUIVANT LEUR AGE OU L'HEURE DE LA JOURNÉE.

ERRERA examine sur place, au microscope de voyage, un certain nombre de stigmates des deux sortes. Il y a ordinairement sur chaque stigmate de fleur épanouie les deux sortes de pollen, facilement reconnaissables : le « légitime » (hétéromorphe) surtout vers le milieu du stigmate, l' « illégitime » (homomorphe) surtout vers les bords du stigmate et sur sa face inférieure.

Il lui a semblé souvent voir plus de pollen microstyle sur les stigmates microstyles que de pollen macrostyle sur les stigmates macrostyles, mais il est très difficile de décider cela d'une façon certaine.

Le pollen tombe assez facilement des anthères ouvertes. Dans les fleurs microstyles, on comprend que

du pollen de la fleur même tombe assez abondamment sur le stigmate, et cela même au milieu de la surface de celui-ci. Dans les fleurs macrostyles, il en tombe aussi, à cause de la position déclinée que les fleurs des deux sortes prennent à un certain âge (ou à certaines heures : vers le soir? Le fait semble presque général vers 5 heures du soir); mais ce pollen ne peut guère arriver qu'à la face inférieure du gros stigmate macrostyle, où l'on en voit, en effet, souvent des quantités notables. Il est douteux qu'à cet endroit il puisse servir à quelque chose.

§ 4

Conclusions

On constate donc que l'enchaînement de faits qu'on a laissé entrevoir page 254 se trouve vérifié par l'observation. En effet :

1° Les fleurs microstyles sont, ainsi que leur structure le faisait prévoir, plus souvent que les fleurs macrostyles, l'objet de fécondations directes (voir IV et VI);

2° Bien que les fécondations directes donnent une prépondérance de pieds de la forme même, et que la moindre prépondérance irait s'accentuant rapidement grâce à l'hérédité et à la faculté de multiplication végétative des Primevères, l'équilibre est maintenu dans la répartition des deux formes, qui sont également fréquentes dans les stations naturelles;

3° Cet équilibre est obtenu par l'existence de caractères hétérostyliques secondaires, lesquels rendent les fleurs de la forme macrostyle plus voyantes, par con-

séquent plus attractives, et provoquent ainsi chez les Insectes une tendance à les visiter en premier lieu, ce qui détermine inévitablement un certain nombre de fécondations homomorphes d'où résulterait un excès d'individus macrostyles compensant la prépondérance de pieds microstyles.]

ROUTINES ET PROGRÈS
DE LA BOTANIQUE SYSTÉMATIQUE (1)

MESSIEURS,

Dans une société bien constituée, il y a toujours des conservateurs et des novateurs. Ne nous en plaignons pas. Les deux tendances se complètent l'une l'autre en ce qu'elles ont de légitime et elles se compensent en ce qu'elles peuvent avoir d'excessif. Ce n'est pas seulement chez les politiciens, dans les parlements, qu'elles se retrouvent : elles existent aussi parmi ceux qui s'occupent de science, et notre Société de botanique n'échappe pas à la règle.

Certes, les uns ont raison de protéger les choses anciennes, car elles offrent à tout le moins un intérêt historique. Mais faut-il en vouloir aux autres s'ils viennent rappeler de temps en temps que parmi les antiquités il y a des vieilleries, et que parmi les innovations il y a des progrès?

En fait de botanique systématique, il est certaines traditions, encore très tenaces chez nous, que je vous demande la permission de secouer un peu aujourd'hui, comme on secoue les vieux habits, de peur que les mites ne s'y mettent. Après examen, nous nous cotiserons peut-être pour les placer dans un hospice

(1) Lecture faite à la séance du 14 juillet 1883 de la Société royale de Botanique de Belgique (t. XXII, p. 207). Reproduit dans la *Revue Scientifique* du 19 janvier 1884.

d'invalides, ou, si elles nous semblent déjà tout à fait fossilisées, nous les déposerons dans quelque musée, entre les haches de silex et les squelettes de mammouth.

Parmi les naturalistes, les adeptes de la science pure — anatomistes, physiologistes, gens de laboratoire — sont en général assez portés vers les choses nouvelles, tandis que ceux qui font de la science appliquée — qu'ils soient médecins ou agriculteurs, qu'ils piquent des Coléoptères, qu'ils sèchent des lichens ou qu'ils cultivent des Orchidées — sont d'ordinaire attachés aux anciens errements. Ils éprouvent une répugnance étrange à admettre les idées qu'on ne leur a pas inculquées à l'Université ou à l'École. Souvent ils ont puisé leurs notions scientifiques générales dans quelque ouvrage intitulé : « Les trois Règnes de la Nature », ou bien : « Les merveilles de la Science », ou encore : « La Botanique de ma fille », et ce livre très médiocrement fait, mais doré sur tranche, est pour eux l'alpha et l'oméga du savoir humain : ce qui s'y trouve est article de foi, ce qui y manque passe pour hérésie.

Chacun n'a-t-il pas observé vingt fois combien les progrès scientifiques sont lents à vaincre les résistances des praticiens, et faut-il citer des exemples? L'histoire des sciences en foisonne; il n'est pas besoin de remonter bien loin pour en trouver.

Le plus récent, je pense, nous est fourni par les médecins. La plupart d'entre eux ne semblent pas arriver à comprendre les recherches de Robert Koch sur le *Bacillus* de la phtisie pulmonaire; ils n'en saisissent ni la méthode, ni les résultats, ni la portée. Et l'on a pu voir, il y a peu de mois, par un débat à l'Académie de médecine de Paris, que les travaux de Pasteur, pour être plus anciens, n'en sont pas plus

sainement appréciés par beaucoup de médecins. Est-ce que vraiment les « hommes de l'art » seraient si rarement des hommes de science?

Un autre exemple mémorable et contemporain est celui des lichens, et nous aurons à en parler bientôt.

Dans ce que l'on pourrait appeler l'évolution d'une vérité nouvelle, il y a une période embryonnaire où la vérité est d'abord soupçonnée, puis découverte, et où, par un lent travail de formation, elle reçoit une à une les preuves qui la rendent définitivement viable. Si cette période-là est la plus importante, la plus laborieuse est certainement celle où l'idée nouveau-née sort du cercle étroit des théoriciens pour s'élancer dans le monde à l'assaut des traditions hostiles et pénétrer peu à peu parmi les praticiens et les profanes.

Les traditions ont la vie dure. Il est donc très compréhensible que la classification des végétaux, telle qu'on l'enseigne dans la plupart de nos ouvrages élémentaires, ne réponde plus du tout, en bien des points, à l'état actuel des connaissances scientifiques. En essayant de marquer les progrès accomplis, je n'aurai à vous dire que des choses connues et admises de tous les botanistes de profession. Mais n'est-ce pas précisément lorsqu'une vérité scientifique est en train de devenir banale pour les gens du métier qu'il est temps de la faire passer dans la pratique et de la proclamer dans l'enseignement?

Malgré des différences individuelles, les conservateurs suivent encore, à peu de chose près, le mode de classification d'Antoine-Laurent de Jussieu et d'Augustin-Pyramus de Candolle. Presque tous nos livres d'école et nos flores sont dans ce cas. Le tableau A vous représente les grandes lignes de la classifi-

cation que ces ouvrages donnent en général et que vous connaissez tous. En regard, j'ai mis un autre tableau, B : il vous donne les traits principaux de l'arrangement que les botanistes de laboratoire adoptent aujourd'hui.

Comparons entre eux les deux schémas : ce sera le meilleur moyen de saisir les réformes des novateurs. Mais il va de soi que je ne puis songer à les justifier toutes en détail : autant vaudrait écrire un traité complet de botanique.

Un changement nous frappe dès l'abord : l'antique dualisme des Phanérogames et des Cryptogames a disparu. En zoologie, il ne viendrait plus à l'idée de personne d'opposer aux Vertébrés l'ensemble des Invertébrés comme un embranchement unique. Les Cryptogames ne sont pas moins hétérogènes que les Invertébrés.

Sans doute, les divisions dichotomiques où les groupes se font gentiment pendant, deux à deux, comme des potiches sur une cheminée, plaisent beaucoup à l'esprit par leur allure simple et régulière. Le malheur est qu'elles font le plus souvent violence à la réalité : elles scindent plutôt qu'elles ne classent.

Si nous étudions les êtres vivants en eux-mêmes, objectivement, sans chercher dans leurs affinités un plan logique préconçu, nous voyons qu'ils tiennent les uns aux autres par des ressemblances multiples, inégales, complexes; mais nous ne tardons pas à reconnaître certains groupes bien marqués. Les Cryptogames classiques comprennent au moins trois de ces groupes. De la sorte, on peut distinguer aujourd'hui dans le règne végétal quatre grands embranchements : les Thallophytes, c'est-à-dire les Algues et les Champignons avec tout ce qui gravite autour d'eux; les

A.

EMBRANCHEMENTS	DIVISIONS		CLASSES
I. Cryptogames. . .	*Cellulaires*		Algues, Lichens, Champignons. Hépatiques, Mousses.
	Vasculaires.		Characées, Équisétacées, Rhizocarpées, Lycopodiacées, Fougères.
II. Phanerogames .	*Monocotylédones*	*Sépaloïdes*. . . .	Glumacées, Juncinées, etc.
		Pétaloïdes	Fluviales, Orchidinées, etc.
	Dicotylédones	*Gymnospermes* .	Cycadées, Conifères.
		Apétales.	Amentacées, Euphorbiacées, etc.
		Monopétales (mieux : *Sympétales*)	Composées, etc.
		Polypétales (mieux : *Choripétales*) . . .	Ombelliflores, etc.

B.

EMBRANCHEMENTS	DIVISIONS		CLASSES
I. Thallophytes . .	*Myxomycètes*.		Myxomycètes.
	Algues	Schizophytes	Schizophycées. Schizomycètes.
		Algues proprement dites	Diatomées, Conjuguées ; Chlorophycées ; Characées ; Phéophycées.
		Rhodophycées ou Floridées.	
	Champignons		Phycomycètes, Ustilaginées; Ascomycètes, Urédinées, Basidiomycètes.
II. Bryophytes . . . (*Muscinées*).	*Hépatiques*		Jungermanniacées, Marchantiacées.
	Mousses		Sphagnacées, Andréacées, Phascacées, Bryacées.
III. Ptéridophytes. (*Cryptogames vasculaires*).	*Filicinées*.		Hyménophyllacées, etc.; Hydroptéridées (Rhizocarpées).
	Équisétinées		Équisétacées.
	Lycopodinées		Lycopodiacées, Psilotacées, Sélaginellacées, Isoétacées.
IV. Spermatophytes (*Phanérogames.*)	*Gymnospermes*		Cycadées, Conifères, Gnétacées.
	Angiospermes.	Monocotylédones. .	Monocotylédones.
		Dicotylédones. . .	Choripétales. Sympétales.

Bryophytes, c'est-à-dire les Mousses dans le sens le plus large; les Ptéridophytes ou Cryptogames vasculaires; enfin les plantes à graines, les Spermatophytes (1) ou Phanérogames. Il reste toujours loisible de réunir les trois premiers sous le nom de Cryptogames, quand on a à les opposer au quatrième; mais les deux groupes qu'on forme ainsi ne sont absolument plus équivalents entre eux. On peut tout aussi bien, avec Endlicher, séparer des Thallophytes les trois derniers groupes et les confondre sous la rubrique commune de Cormophytes; ou bien, comme de Candolle, mettre ensemble les Thallophytes et les Muscinées, sous le titre de Cellulaires, par opposition aux Vasculaires qui sont alors les Ptéridophytes et les Phanérogames. Tous ces noms trop collectifs ont le tort de réunir des êtres si dissemblables que l'on a peine à trouver dans leur organisation des traits communs de quelque importance. Car une Conferve, une Mousse, une Fougère, diffèrent entre elles dans toute leur structure et dans la marche même de leur développement et ces différences sont plus grandes, à coup sûr, que celles qui séparent une Fougère ou un Lycopode d'avec un Cycas ou un Sapin.

Nos quatre embranchements se distinguent par l'ensemble des caractères et non par un seul trait constant et défini. Cela est fâcheux au point de vue de la commodité, mais c'est inévitable. La diagnose au moyen d'un mot est, en effet, un procédé logique; ce n'est pas une méthode naturelle. Pour l'appliquer, on est obligé de mettre au premier rang des caractères très accessoires, mais qui ont l'avantage purement formel de se traduire par un mot. C'est ainsi que le grand Linné, voulant définir d'un mot les systèmes de trois

(1) Le terme *Spermaphytes* que Goebel emploie est un barbarisme.

botanistes, ses contemporains, disait d'une manière naïve : « VAN ROYEN a cherché sa classification élégamment, HALLER savamment et WACHENDORFF en grec. » *Naturalem methodum... Royenus pulchre, Hallerus erudite, Wachendorffius græce quæsiverunt* (1).

Le second objet qui sollicite notre attention est la place des Characées.

Beaucoup de flores ne s'occupent que des Phanérogames et des Cryptogames vasculaires.

Notons en passant combien peu le terme usuel : « Cryptogames vasculaires » est heureusement choisi, puisque ces plantes (sauf quelques exceptions : *Pteris*, *Athyrium*) ne contiennent que des trachéides, fermées aux deux bouts, et n'ont pas de vaisseaux véritables, comme le nom semblerait l'indiquer. Et les trachéides mêmes ne sont pas caractéristiques : elles se retrouvent chez d'autres Cryptogames, notamment chez quelques Muscinées. Il vaut donc mieux appeler ce groupe celui des Ptéridophytes, comme je le faisais tantôt à l'exemple de plusieurs auteurs modernes. Mais passons. Aussi bien n'était-ce pas cette remarque que j'avais en vue et les querelles de mots ne méritent pas qu'on s'y arrête longtemps.

Parmi les flores dont je parle, il en est un bon nombre, surtout en Belgique et en France, qui ajoutent à leurs Cryptogames vasculaires la petite famille des Characées. Qu'est-ce donc, s'il vous plaît, qui lui vaut ce passe-droit? La routine et rien que la routine. On a rangé jadis les Characées dans les Monocotylédones, à côté des Naïadées et des Hydrocharidées, ou dans les Dicotylédones, auprès des Cératophyllées. Au commencement de ce siècle, on les a placées parmi les

(1) LINNÉ, *Philosophia botanica*, 2e édition, 1780, p. 25.

Cryptogames vasculaires, à cause de leur grande taille et de leur ressemblance extérieure avec des *Equisetum*. Pendant un moment, on a songé à les rapprocher des Mousses et elles semblent avoir toujours conservé une certaine fierté de toutes ces gloires éphémères (1). Cependant nous savons aujourd'hui que les Characées sont des Algues, pas plus différentes des autres Algues que ne le sont les Floridées. Pourquoi alors perpétuer dans les flores une erreur manifeste? Est-ce que par hasard il suffirait de donner à celui qui herborise le moyen de trouver le nom latin des plantes qu'il recueille, et doit-on sans scrupule lui inculquer sur les affinités des êtres des idées inexactes? Du reste, réunir les Characées aux Algues, ce n'est pas une innovation bien révolutionnaire : c'est un simple retour à ce que faisait déjà le bon vieux Linné. Il est vrai qu'il plaçait aussi dans ses Algues les Hépatiques, les Lichens, des Champignons (les Trémelles) et même les Éponges, et qu'il a changé d'avis plus tard et rangé les Characées parmi les Phanérogames, dans sa *Monœcie monogynie*.

Si nous poursuivons notre examen comparé des deux tableaux, nous remarquons que les Lichens qui occupent une jolie place dans le premier ont disparu du second. Cela ne s'est pas fait sans peine.

Qui devinerait jamais en voyant les humbles Peltigères cachées parmi les Mousses, les Graphides, traçant leurs arabesques sur l'écorce des arbres ou les Usnées suspendues élégamment aux branches et semblables à la barbe verdâtre de quelque dieu fluvial, que ces plantes en apparence si inoffensives ont soulevé récemment des disputes et des colères implacables chez des gens jusque-là paisibles et sensés?

(1) Sur les pérégrinations des Characées à travers la classification, on peut consulter : Al. Braun, dans la *Kryptogamenflora von Schlesien*.

Vous connaissez la lutte épique des lichénologues contre les botanistes de laboratoire, mais elle est assez intéressante pour qu'il soit permis d'en rappeler en peu de mots les origines.

Depuis longtemps, on s'était habitué à regarder les lichens comme des végétaux autonomes, intermédiaires entre les Champignons et les Algues, bien qu'en réalité ils présentent un mélange plutôt qu'une combinaison des caractères propres à ces deux groupes. En effet, leur tissu est formé de deux éléments tranchés : des filaments incolores, comme ceux des Champignons, et des cellules vertes, les gonidies, qui ont la plus grande analogie avec des Algues déterminées. Ces deux éléments coexistent côte à côte dans le lichen; ils sont plus ou moins mêlés, ils peuvent même se souder l'un à l'autre, mais ils ne se confondent point : il n'y a pas de transition entre eux et jamais on n'a vu un filament incolore donner naissance à une gonidie, ni une gonidie à un filament.

Quand on isole les cellules vertes et qu'on les libère des filaments qui les emprisonnaient, loin de périr, elles vivent très bien dans un milieu humide, s'y multiplient et présentent des phénomènes de reproduction identiques à ceux des Algues auxquelles elles ressemblent, mais étrangers aux lichens d'où on les a extraites. Les fructifications du lichen — les apothécies, comme disent les lichénologues — ne sont produites que par les filaments incolores : elles n'ont rien qui rappelle les Algues et concordent au contraire avec les fructifications des Champignons. Elles sont formées (1) de longues cellules, parallèles entre elles et perpendi-

(1) Sauf dans quelques genres *(Cora, Rhipidonema)* dont il sera question plus loin.

culaires à la surface du lichen, qui renferment les spores. Dans les ouvrages descriptifs, il est très facile de distinguer ces cellules allongées d'avec leurs analogues chez les Champignons ascomycètes, attendu que là elles sont appelées des asques et ici des thèques. Par malheur, dans la nature elles ne sont pas munies d'une étiquette avec leurs noms et qualités, et il est impossible de découvrir une différence quelconque qui les sépare. Bref, pour toute leur structure, les lichens ne sont pas autre chose que des Champignons emprisonnant dans leur tissu des cellules vertes, et possédant, grâce à elles, la faculté d'assimiler l'acide carbonique : ce dont les Champignons proprement dits sont incapables, comme chacun sait.

Des considérations analogues à celles que je viens de résumer ont conduit DE BARY, dès 1866, à formuler son alternative si connue au sujet de certains lichens, notamment les *Collema* et les *Ephebe*. « Ou bien les lichens en question, disait-il, sont les états complètement développés et fructifiés de végétaux dont les formes incomplètement développées ont été placées jusqu'à présent parmi les Algues, sous les noms de Nostochacées et de Chroococcacées ; ou bien les Nostochacées et les Chroococcacées sont réellement des Algues, et elles prennent la forme des *Collema*, des *Ephebe*, etc., parce que certains Ascomycètes parasites s'y introduisent, étendent leur mycélium dans le thalle en voie de développement et souvent contractent une intime adhérence avec les cellules remplies de matière colorante (1). » Peu après, cette dernière hypothèse — celle du parasitisme ou, plus exactement, de la

(1) DE BARY, *Morphologie und Physiologie der Pilze (Flechten und Myxomyceten)*, 1866, p. 291.

symbiose (1) — fut reprise par SCHWENDENER. A la suite de ses recherches anatomiques, il l'étendait dans un mémoire célèbre (2) non plus seulement à quelques lichens, mais à tous sans distinction. Cependant ce n'était encore qu'une hypothèse séduisante et très probable; il s'agissait d'en faire une certitude. Les expériences synthétiques de REESS, de TREUB, de BORNET, et surtout celles de STAHL ont tranché définitivement la question. Ces auteurs ont démontré qu'en semant les spores d'un lichen auprès des cellules d'Algues convenables et prises, soit dans ce lichen même dont elles forment les gonidies, soit dans un lichen d'une autre espèce, soit enfin à l'état libre, on peut voir de ses yeux comment les filaments de mycélium, issus des spores, s'appliquent sur l'Algue, l'enlacent et donnent ainsi naissance à un lichen typique. STAHL est même parvenu à conduire ces lichens synthétiques jusqu'à l'âge adulte et à les voir fructifier.

Cette synthèse que nous réalisons artificiellement dans nos laboratoires, elle se fait en grand dans la nature. Et c'est grâce à ce concours de deux éléments si dissemblables que le lichen peut occuper les stations les plus inhospitalières : un sol sablonneux et aride, un rocher nu, un mur, voire une barre de fer ou une lame de verre. Nous pouvons nous figurer le Champignon qui vient trouver l'Algue et lui tient à peu près ce langage (je suppose, bien entendu, un Champignon qui y mette des formes) : « Mademoiselle, il y a là de

(1) FRANK paraît avoir été le premier à réunir sous un point de vue commun tous les cas de cohabitation de deux espèces différentes, quel que soit le rôle des deux convives. Il appelle cette association *symbiotisme* (dans *Cohn's Beiträge zur Biologie der Pflanzen*, II, 1876, p. 195). DE BARY (*Die Erscheinung der Symbiose*, conférence faite à Cassel, en 1878) a donné à ce mot la forme plus euphonique de *symbiose*, qui a prévalu.

(2) *Über die Algentypen der Flechtengonidien*, Bâle, 1869.

vastes régions désertes que je désirerais vivement coloniser. Daignez vous joindre à moi, car elles sont inhabitables pour chacun de nous isolément. Délicate comme vous l'êtes, vous y seriez rôtie par le soleil, vous ne parviendriez pas à vous y fixer et à absorber les aliments minéraux qui vous sont nécessaires. Pour moi qui suis plus endurant, je pourrais bien m'y cramponner; mais je n'y trouverais pas de substances organiques et je n'ai pas, ainsi que vous, le talent de me nourrir d'air ou tout au moins d'acide carbonique. Associons-nous donc et nous régnerons, à nous deux seuls, sur d'immenses espaces que nul ne saurait nous disputer : vous fournirez la matière organique au ménage; moi, je vous servirai d'écran, je vous attacherai au sol et j'irai y chercher des sels inorganiques dans l'intérêt commun. » — L'Algue n'a qu'à répondre : « Volontiers, monsieur! » — Voilà le pacte conclu et le lichen constitué.

Les lichens sont donc des Champignons qui s'unissent avec des Algues : ils constituent, si l'on veut, une association coopérative entre cellules d'Algues et filaments de Champignons, pour l'exploitation des rochers et autres coins perdus de la nature. Et même au point de vue physiologique, la différence n'est certes pas énorme entre un Champignon comme l'*Æcidium* de l'Épine-Vinette, qui tire ses aliments organiques des cellules vertes de la feuille dans laquelle il niche, et le lichen qui se les fait fournir par les cellules vertes de l'Algue qu'il héberge. En résumé, les lichens ne sont qu'une subdivision biologique des Champignons.

Un groupe fondé sur un seul caractère et, qui plus est, sur un caractère d'adaptation, ne saurait être naturel. Tel est le cas des lichens. Et cela est si vrai que, dans le genre *Arthonia,* certaines espèces (*Arthonia*

vulgaris) sont des lichens, puisqu'elles possèdent des gonidies, et d'autres (*Arthonia epipasta*, *Arthonia punctiformis*) sont des Champignons, puisqu'elles n'en possèdent pas (1).

Les Algues qui servent de gonidies aux lichens appartiennent aux groupes les plus divers : il y en a de vertes et de bleuâtres, des Conferves, des Palmellacées, des Nostocs, des Chroococcacées, des Scytonémées. D'un autre côté, on ne voit pas pourquoi les Ascomycètes auraient seuls, parmi les Champignons, le privilège de former des lichens. Et, en effet, on a montré récemment que, dans les lichens appartenant aux genres *Cora* et *Rhipidonema,* le Champignon parasite n'est pas un Ascomycète, mais un Basidiomycète voisin des *Stereum* (2).

Le terme de lichens peut être conservé pour désigner un *consortium* particulier entre deux êtres. Mais il est évident que la classe des lichens doit disparaître des classifications : les végétaux qu'on y rangeait doivent être répartis parmi divers groupes de Champignons Ascomycètes et Basidiomycètes, de la même manière que les plantes grimpantes sont intercalées dans les différentes familles auxquelles elles appartiennent. Cette vérité si simple serait admise universellement sans la routine et les lichénologues.

Ah ! j'ai le plus grand respect pour les lichénologues. Ce sont des gens studieux et zélés qui ont rendu à la science l'immense service de classer avec ordre, de nommer et de décrire la légion des lichens, depuis ceux que le Renne s'en va brouter dans les solitudes polaires, jusqu'à ceux qui font concurrence aux Orchidées épiphytes des forêts tropicales. C'est là un travail

(1) Frank, dans *Cohn's Beiträge zur Biologie der Pflanzen*, II, p. 189.
(2) Mattirolo, *Nuovo Giornale botanico italiano*, octobre 1881.

considérable et nous concevons volontiers qu'en y consacrant sa vie on n'ait pas le temps d'approfondir les questions de physiologie et d'anatomie microscopique et qu'on s'expose à se fourvoyer si on les aborde quand même.

C'est vrai. Et, malgré cela, comment ne pas s'étonner beaucoup et sourire un peu en relisant les récriminations passionnées, les lamentations avec lesquelles les lichénologues n'ont cessé d'accueillir ce qui était jadis la théorie algo-fongique des lichens et ce qui est devenu aujourd'hui une vérité expérimentale, établie à la fois par l'analyse et par la synthèse?

Tout d'abord, les lichénologues s'apitoient sur la destinée affreuse de ces malheureuses Algues emprisonnées — *carcere angustissimo detentæ* — par les lichens. *Si gonidia lichenum essent algæ,* s'écrie l'un d'entre eux, *sicut volunt scriptores nonnulli hodierni, sors sane misera et flebilis ea organa in mundi fabricatione contigisset* (1). Puis, on traite la théorie nouvelle d'absurdité (2), de roman (3); c'est une *hypothesis informis absonaque* qui croule de toutes parts (4); elle « a fait son temps (5) ». On dit que, par cette théorie, les lichens deviendraient « une monstruosité demi-Algue, demi-Champignon (6) ».

Mais qu'importent après tout ces plaidoyers stériles: la cause est entendue. Ne nous attardons pas trop aux lichens, ni surtout aux lichénologues.

Nous avons encore à comparer nos deux tableaux du côté des Phanérogames. Commençons par le groupe

(1) *Flora*, 1870, p. 52.
(2) *Flora*, 1874, p. 57.
(3) *Flora*, 1875, p. 56.
(4) *Flora*, 1877, p. 357.
(5) *Revue mycologique de France*, juillet 1883, p. 214.
(6) *Flora*, 1875, p. 33.

des Cycadées et des Conifères, autrement dit les Gymnospermes. Pour les conservateurs endurcis, les Gymnospermes sont simplement des familles de Dicotylédones Apétales. Les conservateurs plus modérés en font une subdivision des Dicotylédones, tandis que les novateurs sont unanimes à y voir une division archi-autonome et opposable à toutes les autres Phanérogames réunies.

S'il est, en effet, un groupe de plantes nettement caractérisées par leur aspect, par leur morphologie, par leur anatomie, par leur fructification, par leur rôle même dans le passé du règne végétal, c'est bien celui des Gymnospermes. On pourrait les définir : des Fougères munies de deux sortes de spores et qui forment des graines, ou en termes techniques : *des Ptéridophytes Hétérosporées Spermatophores*. Et, à ce point de vue, Goebel a raison de dire qu'on serait fondé à les rattacher aux Cryptogames vasculaires au moins avec autant de droit qu'aux Phanérogames.

Le point où nous en sommes aujourd'hui de la connaissance des Gymnospermes a été atteint en deux grandes étapes. C'est à Robert Brown — celui que l'auteur du *Cosmos* appelait *facile princeps botanicorum* — que nous devons la découverte des traits principaux qui séparent les Cycadées, les Conifères, les *Ephedra* et les *Gnetum* de toutes les autres Phanérogames, et c'est Hofmeister qui a surtout révélé leurs analogies avec les Cryptogames les plus élevées. Ce sont là choses élémentaires de nos jours, et il suffit de rappeler en deux mots que les Gymnospermes n'ont pas d'ovaire ; que leurs ovules nous représentent exactement les macrosporanges des Cryptogames supérieures, que leur sac embryonnaire — qui est une

macrospore — forme un prothalle, et que dans ce prothalle il se développe des archégones (les « corpuscules » de Robert Brown), avec une cellule supérieure qui produit le col et une cellule centrale qui se divise en cellule de canal et en œuf. Et ce prothalle femelle conserve encore si bien le souvenir, en quelque sorte, de ce qu'il était dans la plupart des Ptéridophytes, qu'on l'a vu, dans certains cas, verdir, assimiler et mener ainsi pendant quelque temps une vie indépendante. De son côté, le grain de pollen, véritable microspore, donne aussi naissance à un prothalle rudimentaire, avant de s'allonger en tube pour aller féconder l'œuf de l'archégone (1).

Le bois des Gymnospermes, riche en trachéides et privé de vaisseaux proprement dits, offre avec les Cryptogames supérieures des analogies non moins évidentes. Faut-il parler du port, de l'aspect général? Les Cycadées ont une ressemblance frappante avec les Fougères dont elles présentent même parfois la préfoliaison en crosse, tandis que les Conifères rappellent les Lycopodinées et les formes fossiles qui en sont voisines. Au point de vue paléontologique, le rôle spécial et considérable des Gymnospermes avait déjà été compris par Brongniart qui reconnaissait, dans la succession des végétaux à la surface du globe, trois périodes correspondant aux terrains primaires, secondaires et tertiaires :

Le règne des Acrogènes (Cryptogames vasculaires);
Le règne des Gymnospermes;
Le règne des Angiospermes.

[(1) En outre, on sait maintenant que chez les Cycadées et les Ginkgo, il y a de véritables spermatozoïdes nageants, semblables à ceux des Ptéridophytes. (Note ajoutée en 1907.)]

Il est donc certain que les Gymnospermes ne sauraient être rangées dans aucun des autres groupes de Phanérogames, mais bien plutôt en dehors et en face de tous ces groupes. C'est un des plus fâcheux effets de la routine que cette vérité indiscutable en théorie ne soit pas encore partout admise dans la pratique. Ne doit-on pas regretter que des auteurs comme BENTHAM et HOOKER, dans cette œuvre grandiose des *Genera plantarum*, aient encore placé les Gymnospermes parmi les Dicotylédones? Et, remarquez-le bien, ils disent en toutes lettres : *Quoad florum homologiam difficillime cum cæteris dicotyledonibus comparantur, nec ullo genere intermedio connectuntur. A monocotyledonibus adhuc remotiores videntur, affinitates potius cum formis nonnullis antiquis cryptogamarum quærendæ.* Ils comprennent donc tout ce que leur groupement suranné a de défectueux : ce n'est pas une opinion qu'ils entendent défendre, c'est une tradition qu'ils subissent.

Nous arrivons aux Angiospermes, et nous n'en dirons que peu de mots.

Depuis assez longtemps déjà, la classe des Diclines que DE JUSSIEU avait créée a disparu à bon droit des flores et des traités élémentaires. Pourquoi celle des Apétales qui, dans sa délimitation classique, est à peine moins factice, lui a-t-elle survécu? Quoique BRONGNIART fût d'avis de supprimer complètement cette division, il existe un ensemble assez homogène de plantes apétales : ce sont les Amentacées avec les Urticées, et tout ce qui gravite autour de ces types, en d'autres termes les Juliflores d'Endlicher. Si l'on se bornait à conserver la classe des Apétales pour ces familles-là, nous n'aurions rien à objecter. Mais on y range encore, *more majorum,* les Aristolochiées, les

Euphorbiacées, même les Hippuridées et d'autres choses tout aussi hétérogènes. Pur entraînement de la routine! Car il y a beau temps que nous savons combien l'apétalie en elle-même est un caractère accessoire et fugace : ne trouvons-nous pas côte à côte dans la même famille très naturelle des Renonculacées, les Renoncules qui possèdent un calice et une corolle, et les Anémones qui n'ont qu'un calice pétaloïde, ou, mieux encore, dans un même genre des Caryophyllées, le *Sagina nodosa,* muni d'une corolle, le *Sagina apetala* qui en est privé et le *Sagina maritima* qui est tantôt dans un cas et tantôt dans l'autre?

Il reste à faire une dernière remarque. Dans les ouvrages de botanique systématique, on a conservé l'habitude de regarder les Dicotylédones Choripétales (Polypétales) comme plus élevées que les Sympétales (Monopétales). C'est là une erreur qu'Adrien de Jussieu avait déjà corrigée. Les pétales sont des organes de nature foliaire : à mesure que l'organisation s'élève, ils trahiront moins cette origine et s'écarteront davantage du type primitif. Toutes autres choses égales, les Choripétales représentent donc un degré d'évolution inférieur : les pièces de la corolle n'y sont que juxtaposées, au lieu d'être soudées comme dans la corolle sympétale, où leur individualité propre se subordonne en quelque sorte à une individualité plus haute. Plusieurs autres considérations confirment cette idée et, puisque nous sommes bien obligés, dans nos livres, de ranger les êtres vivants en un ordre linéaire, on voit que le sommet de la série des Dicotylédones n'appartient pas au groupe des Renonculacées, mais au groupe des Composées,

qui deviennent ainsi comme les Primates du règne végétal (1).

Ajoutons bien vite qu'il ne s'est pas encore trouvé dans ce règne-ci comme dans l'autre un Primate assez hardi, assez habile, assez bien doué et assez favorisé des circonstances pour l'emporter hautement, dans le *struggle for life,* sur tous les membres de sa famille et pour établir sa suprématie universelle : l'*Homo sapiens* n'a pas jusqu'ici d'émule parmi les plantes.

Arrêtons-nous. L'étude comparée de nos deux tableaux révélerait encore dans la botanique systématique plusieurs progrès qui s'imposent et plusieurs routines qui persistent. Il y aurait à parler, par exemple, et des Schizophytes et des Floridées. Nous n'en ferons rien. Il ne peut être question d'épuiser le sujet, et je vous ai prévenus que je m'en tiendrais aux vérités banales, essentielles, indiscutables.

Rappelons-nous en finissant, avant de résumer cette causerie sous la forme concise de quelques aphorismes, qu'en science comme en politique, il est juste que les conservateurs, gardiens-nés de la tradition, retardent par leur attachement au passé les tentatives des novateurs; mais il serait absurde d'y résister toujours et quand même.

(1) Les Composées sont aussi prépondérantes par le nombre que supérieures par la structure. C'est de beaucoup la famille la plus nombreuse qui existe : elles forment seules environ la dixième partie (10,000 espèces) des Phanérogames. Après elles, viennent probablement les Orchidées (6,000 ? espèces, d'après EICHLER) qui sont de même les Monocotylédones les plus élevées en organisation. Au point de vue de la flore, la période géologique actuelle devrait s'appeler : *l'âge des Composées et des Orchidées.*

RÉSUMÉ

I. — Il faut donner aux plantes inférieures une place plus grande que ne le font la plupart des traités élémentaires.

II. — La division en Cryptogames et Phanérogames est surannée. Les Cryptogames comprennent au moins trois embranchements, plus ou moins équivalents entre eux et aux Phanérogames.

III. — Les Characées sont des Algues.

IV. — Les lichens ne sont qu'une subdivision biologique des Champignons.

V. — Les Gymnospermes forment un groupe bien distinct de toutes les autres Phanérogames.

VI. — De même que celui des Diclines, le groupe des Apétales, dans sa délimitation classique, ne peut être conservé.

VII. — Les Sympétales sont le terme le plus élevé de l'évolution des Dicotylédones.

UN ORDRE DE RECHERCHES TROP NÉGLIGÉ

L'EFFICACITÉ DES STRUCTURES DÉFENSIVES DES PLANTES (1)

La culture et l'étude des plantes ont de tout temps été en honneur en Belgique; les expositions florales s'y succèdent avec fréquence, les Revues et les Associations horticoles sont nombreuses, notre Société est prospère — et, malgré cela, il faut bien l'avouer, la situation de la botanique scientifique n'est pas brillante dans notre pays. De loin en loin, il se produit une monographie intéressante ou un travail de physiologie, de biologie, d'anatomie, de paléontologie végétales; mais, à part ces trop rares exceptions, nous ne trouvons que catalogues et florules à perte de vue. Je crois vraiment que nous en abusons un peu, et qu'il serait temps de porter ailleurs notre activité. C'est là une opinion que je me suis déjà permis d'exprimer il y a plusieurs années (2) et c'est aussi, semble-t-il, l'avis de nos savants confrères, MARTENS et CRÉPIN (3).

[(1) Ce travail a paru dans le *Bulletin de la Société royale de Botanique de Belgique*, t. XXV, pp. 86-104, 11 juillet 1886. Depuis lors, LÉO ERRERA n'a pas cessé de s'intéresser à ces recherches, et tout en conseillant aux autres de faire des observations, il ne négligea lui-même aucune occasion d'étudier la façon dont les herbivores se comportent vis-à-vis des plantes; de plus, il réunissait tous les renseignements bibliographiques relatifs à ce sujet. Un grand nombre de ces observations et de ces indications bibliographiques ont servi pour la réimpression actuelle. Ces nouvelles notes sont mises entre crochets.]

(2) ERRERA et GEVAERT, *Structures et modes de fécondation des fleurs*, voyez plus haut, p. 31.

(3) MARTENS, *Bulletin de la Société royale de Botanique de Belgique*, t. XXI, 3e fasc., 1882, p. 214. CRÉPIN, *ibidem*, t. XXIV, 2e partie, 1885, p. 76. — [Voir aussi PLATEAU, *Observations et expériences sur les moyens de protection de l'*Abraxas Grossulariata L., dans *Mémoires de la Société zoologique de France*, 1894.]

On objectera que tout le monde n'a pas un microscope à sa disposition, peut-être même insinuera-t-on que ceux qui en ont un ne savent pas toujours s'en servir; on ajoutera que les recherches délicates de la physiologie ou de l'anatomie demandent une longue préparation et que l'on s'expose à décourager bien des amateurs sincères en leur demandant plus qu'ils ne peuvent donner. Beaucoup de nos confrères distinguent à merveille les espèces phanérogamiques; ils aiment à herboriser, ils ont le désir, assez légitime, de publier de temps en temps les résultats de leurs observations : que voulez-vous qu'ils fassent, nous dira-t-on, à moins de rédiger des catalogues?

Eh bien! sans études nouvelles ou difficiles, mais en appliquant à d'autres problèmes les connaissances qu'ils possèdent, nous pensons qu'ils peuvent faire œuvre plus originale et se rendre plus utiles à la science.

Nous avons jadis esquissé à ce point de vue les recherches si attrayantes sur les modes de fécondation des fleurs et sur leurs rapports avec les Insectes; dans le même ordre d'idées, Martens a signalé l'examen comparé de la germination, la morphologie souterraine des plantes, leurs noms populaires, et Crépin a appelé l'attention sur diverses questions de géographie botanique aisément abordables. Nous voudrions encore indiquer aujourd'hui un autre genre d'observations, très faciles et pourtant très négligées jusqu'ici, que nous recommandons vivement aux botanistes herborisants. Il s'agit de noter avec soin les plantes que les divers animaux broutent et celles qu'ils évitent, afin d'établir l'efficacité plus ou moins grande des moyens de protection dont elles sont munies. Cette étude offre beau-

coup plus d'intérêt qu'il ne semble d'abord. Essayons de le montrer.

I

Les plantes se servent des procédés les plus variés pour se défendre contre les attaques des herbivores de toute taille et de toute catégorie qui les menacent sans cesse, depuis les Limaces et les chenilles jusqu'aux gros bestiaux et à l'Homme lui-même. L'écorce qui recouvre les végétaux, les épines qui les hérissent, les substances amères ou vénéneuses qu'ils renferment sont autant de moyens de défense. Car les plantes ne produisent pas plus des poisons pour l'usage de nos pharmacies qu'elles ne font éclore des fleurs pour le plaisir de nos yeux. Le naturaliste n'a pas à s'arrêter à ces explications enfantines du vulgaire, qui n'envisage partout que l'utilité humaine; il sait bien que la structure de chaque organisme est adaptée à ses propres besoins, et non à ceux d'autrui.

On a publié sur les moyens de protection des plantes plusieurs mémoires remarquables. Après quelques aperçus de Darwin et de Delpino, il faut surtout citer le beau et fondamental travail de Kerner sur « Les moyens de protection des fleurs contre les hôtes importuns » (1). Conformément au titre, il s'occupe plutôt de la protection des fleurs que de la plante tout entière, à laquelle il consacre cependant un intéressant paragraphe. Peu après, Otto Kuntze a rassemblé dans ses

(1) *Die Schutzmittel der Blüthen gegen unberufene Gäste*, dans *Festschrift der K. K. zoologischen botanischen Gesellschaft*, Vienne, 1876.

« Moyens de protection des plantes contre les animaux et les intempéries » (1) un grand nombre d'observations et de suppositions originales. Ce livre ingénieux et « suggestif » se ressent malheureusement de la hâte avec laquelle il a été rédigé : on y trouve bien des détails contestables, des généralisations prématurées (2), et les matériaux y sont rangés avec si peu d'ordre que la moindre recherche oblige à relire presque tout l'ouvrage. Enfin, cette année même a vu paraître un charmant volume de Lubbock (3), qui, sans s'occuper positivement de notre sujet, l'effleure de temps en temps. On peut regretter que l'auteur ait parfois omis d'indiquer la part de ses prédécesseurs dans les remarques qu'il expose.

Une lacune est commune à toutes ces publications. Les différents procédés de défense qui y sont énumérés ont été plutôt déduits que démontrés, plutôt devinés qu'observés. Par-ci, par-là, les auteurs ont bien constaté que telle plante vénéneuse est évitée par le bétail, que tels poils glandulaires arrêtent les Fourmis. Mais dans la plupart des cas on a généralisé trop vite ou l'on s'est contenté de simples conjectures. L'observation est le crible qui doit séparer ici comme partout les hypothèses fantaisistes des inductions bien fondées. Il y a donc à établir quelle est, pour chaque espèce, l'efficacité de ces caractères auxquels on attribue un rôle protecteur. Il ne suffit pas, par exemple, de dire que certaines plantes sont vénéneuses ; il faut encore prouver que les

(1) *Die Schutzmittel der Pflanzen gegen Thiere und Wetterungunst,* dans le supplément à la *Botanische Zeitung,* 1877.

(2) C'est ce que j'ai déjà fait voir pour un cas déterminé : *Fécondation du Geranium phaeum,* dans le *Bulletin de la Société royale de Botanique de Belgique,* 11 janvier 1879.

(3) *Flowers, fruits and leaves,* Londres, 1886.

animaux, guidés par cette expérience héréditaire qui s'appelle l'instinct, n'y touchent réellement pas. Car s'ils mangeaient ces plantes malgré leur toxicité, il en résulterait bien un dommage pour eux, mais aucun profit pour les plantes.

D'autre part, il existe des ouvrages d'agriculture ou d'art vétérinaire, qui nous renseignent sur les préférences et les antipathies du bétail. Le « Traité des plantes fourragères ou Flore des prairies » (1) et surtout la « Botanique agricole et médicale » (2) sont ce que nous avons trouvé de plus complet dans ce genre (3). Seulement ici, c'est le côté biologique qui manque. On devrait donc faire la synthèse de ces deux études étrangères jusqu'ici l'une à l'autre, contrôler dans notre pays les observations déjà rassemblées ailleurs et les étendre, autant que possible, à toutes les plantes de notre flore; puis, rattacher pour chaque espèce son degré de résistance contre les déprédations animales, aux moyens de protection dont elle dispose. On arriverait ainsi à interpréter les structures défensives non plus par des hypothèses ou des vraisemblances, mais par des faits. De plus, on pourrait alors, comme je le disais, se rendre compte de l'efficacité relative de chacune de ces structures — ce dont on n'a pour ainsi dire pas d'idée jusqu'à présent.

Il reste, on le voit, à faire là tout un travail d'observation attentive, de comparaison intelligente, analogue

(1) Lecoq, Paris, 1844.

(2) Rodet, 2e édition, Paris, 1872. [Voir aussi : *Les plantes vénéneuses, considérées au point de vue de l'empoisonnement des animaux de la ferme*, dans la *Bibliothèque de l'enseignement agricole*, sous la direction de Muntz.]

(3) On rencontre aussi dans les publications entomologiques des renseignements sur les plantes que les divers Insectes recherchent ou évitent. — [Sur les Insectes évités pour leur mauvais goût, voir : Frederico, *Lutte pour l'existence*, pp. 166 et suivantes.]

à celui que Hermann Müller a exécuté avec tant de succès pour la fécondation des fleurs. C'est à ce travail que je voudrais convier les membres de notre Société.

La marche à suivre est bien simple : déterminer d'abord au moyen d'observations multipliées, jusqu'à quel point chaque plante est recherchée ou évitée par les principaux animaux herbivores de notre pays : gros et petit bétail, Chevaux, Anes, Lapins, sans parler des quadrupèdes sauvages dont l'observation est plus difficile; Oiseaux sauvages et de basse-cour; chenilles et Insectes adultes; Limaces (1), etc., etc. Étudier en même temps tous les caractères de la plante qui peuvent contribuer à sa protection. Puis rapprocher ces deux ordres de faits afin qu'ils s'éclairent mutuellement. Ceux-ci donnent en effet l'explication immédiate de ceux-là, tandis qu'à leur tour, les habitudes des animaux permettent de comprendre la genèse et l'évolution des structures défensives chez les plantes, grâce à la perpétuelle survivance des mieux protégés.

Dans des études de ce genre, il ne faut pas oublier que la même particularité peut servir à la plante à divers usages (2) : tel parfum de fleur qui écarte les bestiaux, attire les Insectes. On doit aussi se rappeler, comme le montre déjà cet exemple, qu'il y a de

[(1) Voir les beaux travaux de Stahl : *Pflanzen und Schnecken*, 1888, et *Die biologische Bedeutung der Raphiden*, dans *Biologisches Centralblatt*, 15 octobre 1887. — Voir aussi Kaltenbach, *Pflanzenfeinde aus der Klasse der Insecten*, et *Botanisches Centralblatt*, 1888, p. 264, nº 5. — Darwin (*Origin of Species*, p. 53), ayant marqué toutes les plantes qui germaient naturellement sur un espace de 1/2 m², a vu 265 plantes sur 357 détruites par les Limaces et les Insectes. — Ritzema Bos (*Botanisches Centralblatt*, 1887, p. 260) donne une liste intéressante de plantes infectées et dédaignées par une Anguillule parasite (*Tylenchus devastatrix*).]

(2) Voyez plus haut le travail sur les *Pentastemon*. (Sur la définition du mot « fonction », p. 200.)

grandes différences dans les goûts et la susceptibilité des espèces animales. Certaines d'entre elles présentent même une résistance si extraordinaire qu'il faut y voir sans doute une contre-adaptation, c'est-à-dire une propriété acquise spécialement par sélection naturelle, de manière à braver les moyens défensifs de la plante — à peu près de la même façon que l'habileté croissante des voleurs de profession est une contre-adaptation contre la vigilance croissante de la police. Ainsi le goût des Anes pour les Chardons est proverbial; les Dindons recherchent l'*Urtica urens* auquel les bestiaux ne touchent pas tant qu'il est frais (1). Le Persil, au contraire, recherché des Moutons, des Lièvres et des Lapins, est un poison pour les petits Oiseaux (2), etc., etc. (3). De même, les fruits des arbres élevés se trouvent hors de portée du bétail, mais restent accessibles aux Oiseaux; et le cou de la Girafe comme les ailes des Chauves-Souris frugivores ou l'adresse des Singes à grimper dans les branches, sont évidemment des contre-adaptations qui permettent à ces animaux d'atteindre des feuilles ou des fruits inabordables pour les autres Mammifères.

Les plantes devront être observées autant que possible aux divers âges et toujours à l'état frais, car beaucoup sont recherchées dans leur jeunesse et délaissées plus tard, soit parce qu'elles deviennent coriaces ou épineuses, soit parce qu'elles développent vers l'époque de la floraison des principes désagréables aux ani-

(1) Lecoq, *Op. cit.*, p. 151.

(2) *Ibidem*, p. 286.

[(3) Suivant Darwin (*Origin of Species*, p. 9), certains végétaux, vénéneux pour les Cochons et les Moutons blancs ne le sont pas pour les individus colorés.]

maux ; et d'autres perdent à l'état de foin les propriétés qui les protégaient pendant leur vie. On pourra parfois mettre à profit l'expérience des paysans intelligents, mais il sera toujours bon de vérifier leurs indications, afin d'être sûr qu'elles se rapportent à la plante fraîche et qu'il n'y a pas d'erreur sur le nom de l'espèce dont ils parlent. En tout cas, ces recherches, conduites avec méthode, apporteront à leur tour à la pratique agricole et à l'élève du bétail d'utiles enseignements. Et si elles contribuent à rapprocher davantage la botanique scientifique et la botanique appliquée, les théoriciens et les praticiens, ce ne sera pas leur moindre mérite.

II

Cette notice pourrait s'arrêter ici. Mais comme un exemple vaut mieux, dit-on, que les meilleurs préceptes, nous allons essayer d'appliquer notre programme à quelques espèces de la flore belge.

Les moyens de protection des plantes peuvent être classés *grosso modo*, en trois catégories, suivant qu'il s'agit de caractères biologiques, anatomiques ou chimiques. Nous entendons ici par caractères anatomiques d'une plante ceux qui sont fournis par sa structure considérée en elle-même, et par caractères biologiques ceux qui sont fournis par ses rapports avec le monde extérieur. Plutôt que d'entrer à ce sujet dans de longues explications, nous renvoyons le lecteur au tableau synoptique suivant.

APERÇU DES PRINCIPAUX MOYENS DE PROTECTION DES PLANTES CONTRE LES ANIMAUX

A. Caractères biologiques.

1. Plantes inaccessibles : eau (1), rochers, murs, etc.
2. Organes peu accessibles, grâce à leur situation : couronne des grands arbres ; rhizomes, bulbes, tubercules [amylacés : Pomme de terre ; inuline : *Dahlia ;* oléagineux : *Cyperus ;* albuminoïdes : Légumineuses (2)] et fruits souterrains ; glandes nectarifères plus ou moins cachées, [feuilles connées formant un réservoir à eau], etc.
3. Plantes sociales (3), qui forment par leur association dense, des fourrés impénétrables.
4. Plantes vassales, qui se mettent sous la protection de certains animaux (Cf. Delpino (4), Belt, Fritz Müller) ou d'autres plantes mieux protégées (Cf. Kuntze) : plantes des haies, épiphytes, etc.
5. Plantes mimétiques, espèces inoffensives qui ont pris l'aspect d'espèces dangereuses : *Lamium album* ressemblant à l'*Urtica dioica*, etc. [Champignons comestibles ressemblant aux vénéneux. (Mais cela protège-t-il les uns et les autres contre les animaux ?)]

(1) Plusieurs espèces très recherchées du bétail (*Sagittaria*, *Trapa*, etc.) ne sont protégées que par leur station aquatique.

(2) Tschirch, *Berichte der deutschen botanischen Gesellschaft*, 1887, 2, p. 91.

[(3) Ce terme a été d'abord employé dans ce sens par Humboldt cité dans Kickx, *Patrie des plantes*, p. 17. Il entend par là des plantes qui restent réunies en colonies. Cf. Humboldt, *Tableaux de la nature*, 1868, p. 318.]

[(4) Delpino a publié un travail considérable sur la « *Funzione mirmecofila nel Regno vegetale* », 1886. Déjà dans son travail de 1874 : « *Rapporti tra insetti e*

B. Caractères anatomiques.	6. Bois, écorce, liège, etc. 7. Organes durs, coriaces, tranchants, calcifiés ou silicifiés, scabres, hérissés, glanduleux. 8. Épines, aiguillons, poils urticants (1).
C. Caractères chimiques.	9. Acides, tannins, etc. 10. Huiles essentielles, camphres, etc. 11. Principes amers indifférents. 12. Glycosides. 13. Alcaloïdes.

Nous avons fait la liste des plantes belges (sauvages ou subspontanées) qui répondent aux alinéas 7, 8, 10, 11, 12 et 13 du tableau et nous avons noté celles d'entre elles qui, suivant Lecoq et Rodet, sont : 1° recherchées, 2° évitées ou peu recherchées et 3° dédaignées complètement par le bétail. Nous avons choisi de préférence les alinéas que nous venons d'indiquer, parce qu'ils se rapportent à des caractères bien définis. C'est le même souci de la précision qui nous a fait classer les plantes du groupe C non d'après les données un peu vagues et souvent inexactes des auteurs au sujet de l'amertume ou de la toxicité de certaines espèces, mais d'après les substances chimiques que l'on a réussi à en isoler ; pour ces renseignements nous nous en sommes tenu à la compilation récente de

nettarii estranuziali », il avait défini d'une manière frappante le rôle des nectaires extranuptiaux qui attirent les Fourmis et les Guêpes. — Il y a deux sortes principales de moyens pour les plantes de se mettre sous la protection des Fourmis : 1° nectaires extranuptiaux, 2° plantes offrant des nids aux Fourmis (*Myrmecodia*, etc.). (Delpino, *Funzione mirmecofila*, etc., p. 12.) On pourrait dire que les premières s'assurent leur concours en leur servant de tavernes, les secondes en leur servant de casernes ou de corps de garde. — Voir aussi sur les Fourmis, A. F. W. Schimper, *Die Wechselbeziehungen zwischen Pflanzen und Ameisen im tropischen Amerika*, 1888.]

[(1) Lothelier, *Observations sur les piquants de quelques plantes*, dans le *Bulletin de la Société Botanique de France*, 1888, X, n° 3.]

Husemann et Hilger (1). On remarquera, par la raison qui vient d'être dite, que plusieurs espèces connues comme amères ou vénéneuses sont absentes de nos listes; d'autres ont dû être reléguées à la fin, parce que nous manquons d'indications au sujet de la conduite des animaux à leur égard. Enfin nos listes, en ne s'occupant que des bestiaux et en négligeant les Oiseaux, les Insectes, les Limaces, envisagent un seul côté du problème de la protection des plantes. C'est à dessein que j'insiste sur toutes ces lacunes, afin de bien montrer que ce petit essai est incomplet et provisoire : loin d'épuiser la matière, je voudrais au contraire pousser à des recherches et à des observations nouvelles.

Nous avons déjà dit que les goûts et la susceptibilité diffèrent beaucoup d'un animal à l'autre, de sorte que l'amertume, l'âcreté, la toxicité, etc., sont toujours des termes relatifs; et cela va si loin qu'une plante mortelle pour celui-ci, peut même être inoffensive ou à peu près pour celui-là. A ce point de vue encore, notre groupement d'après les principes chimiques est donc préférable à un classement en végétaux amers, vénéneux, etc. On peut seulement affirmer d'une manière générale que les huiles essentielles et les principes amers (« Bitterstoffe » des chimistes allemands) sont rarement des poisons, que les glycosides le sont assez souvent et les alcaloïdes presque toujours. Dans nos listes, nous avons du reste mis en italique les espèces qui renferment une substance dont la toxicité est démontrée, au moins pour les Mammifères qui servent d'ordinaire à ce genre d'expériences (Chiens, Chats, Lapins, Cobayes...).

(1) *Die Pflanzenstoffe*, 2e édition, 1884.

I. — Plantes coriaces, hérissées, scabres, tranchantes.

1. Dédaignées : Verbascum, Galeopsis Tetrahit (adulte), Vaccinium Myrtillus, V. Vitis-Idaea, Parietaria, Iris Pseudo-Acorus.

2. Évitées : Armeria maritima, Lithospermum, Pulmonaria, Echium vulgare, Galium Aparine (adulte), Typha, Sparganium, Juncus, Carex (la plupart des espèces), Scirpus, Eriophorum, Nardus stricta, Polypodium, Pteris aquilina, Asplenium, Polystichum, Aspidium, Lycopodium.

3. Recherchées : Orobus tuberosus, Erica, Calluna vulgaris, Lycopsis arvensis, Symphytum officinale, Myosotis, Asperugo procumbens, Galium palustre, Crepis biennis, Ulmus campestris, Luzula, Carex (quelques espèces), Cyperus, Equisetum (1).

4. Les renseignements manquent sur : Althaea hirsuta, Hedera, Statice, Borrago, Anchusa, Echinospermum, Cynoglossum, Helminthia, Blechnum, Scolopendrium.

II. — Plantes piquantes.

1. Dédaignées : Eryngium (2), Ilex aquifolium (adulte), Sylibum Marianum (adulte), Lactuca virosa, Urtica urens.

2. Évitées : Berberis vulgaris (adulte), Genista anglica, G. germanica, Ononis spinosa, O. repens, Carlina vulgaris, Cirsium (la plupart des espèces), Juniperus communis, Cladium Mariscus.

3. Recherchées : Rhamnus cathartica, Ulex europaeus, Rubus Idaeus, R. fruticosus, R. caesius, Onopordon Acanthium (Anes), Cirsium arvense, Carduus, Sonchus asper, Salsola Kali.

4. Les renseignements manquent sur : Prunus spinosa, Rosa, Mespilus, Crataegus, Pyrus, Malus, Ribes Uva-crispa, Lycium, Dipsacus, Centaurea Calcitrapa (capitules spinescents), Xanthium spinosum, Hippophaës, Ruscus.

[(1) J'ai vu à Uccle un jeune Cheval mangeant avidement des feuilles de Camellia; mais il semblait seulement les mâchonner un peu et les rejeter ensuite (juin 1893).]

[(2) Les Chèvres le mangent dans les dunes, selon Th. Durand. — J'ai vu près d'Houlgate, dans de vastes prairies, que les Bœufs respectent absolument l'*Eryngium campestre* (août 1891).]

III. — Plantes renfermant de l'huile essentielle, du camphre ou un principe analogue.

1. Dédaignées : Oenanthe fistulosa, Foeniculum capillaceum, Salvia officinalis, Thymus Serpyllum, *Tanacetum vulgare* (1), Inula Helenium, Cannabis sativa (2).

2. Évitées : Cardamine amara, Nasturtium fontanum, Raphanus Raphanistrum, Thlaspi arvense, Lepidium, Apium graveolens, Primula, Mentha, Origanum vulgare, Teucrium Scorodonia, Ormenis nobilis, Artemisia vulgaris, Pinus, Abies (3), Juniperus communis.

3. Recherchées : Sisymbrium Alliaria, Hesperis matronalis, Cochlearia officinalis, Spiraea Ulmaria, S. Filipendula, Carum Carvi, Petroselinum segetum, Pimpinella Saxifraga, Heracleum Sphondylium, Daucus Carota (jeune), Valeriana officinalis, Achillea Millefolium, Artemisia Absinthium.

4. Les renseignements manquent sur : Cheiranthus, Anethum, Matricaria Chamomilla, Pyrethrum Parthenium, Asarum, Myrica.

IV. — Plantes renfermant un principe amer.

1. Dédaignées : Linum catharticum, Erythraea Centaurium, Scrophularia, Gratiola officinalis, Linaria vulgaris, Vaccinium Vitis-Idaea, Arnica montana, Lactuca virosa.

2. Évitées : *Anemone nemorosa, A. Pulsatilla, Ranunculus Flammula, R. acris, R. bulbosus, R. sceleratus, Cicuta virosa,* Lycopus europaeus, Centaurea Cyanus, Eupatorium cannabinum.

3. Recherchées : Melilotus officinalis, Geum urbanum, Ilex aquifolium (jeune), Ligustrum vulgare, Asperula odorata, Arte-

[(1) L. Vanderkindere me dit qu'il mange cette plante en salade.]

[(2) L'Échalote (*Allium ascalonicum*) met en fuite les Courtillières, Taupes, Grillons, Limaces, Mulots et jusqu'aux Fourmis. (*Revue horticole belge et étrangère*, 1er août 1891, p. 177.)]

[(3) Voir L. Kirchner, Loew, Schröter, *Lebensgeschichte der Blütenpflanzen Mittel-Europas*, I, p. 90.]

misia Absinthium, Taraxacum officinale, Lactuca sativa, Humulus Lupulus.

4. Les renseignements manquent sur : Crataegus Oxyacantha, Cornus mas, Syringa, Physalis, Marrubium, Lolium temulentum.

V. — Plantes renfermant un glycoside.

1. Dédaignées : *Helleborus foetidus*, *H. viridis*, *Saponaria officinalis*, *Lychnis Flos-Cuculi*, Vincetoxicum officinale, *Solanum Dulcamara*, *S. nigrum*, *Digitalis purpurea*, Globularia vulgaris, Paris quadrifolia, Acorus Calamus (1).

2. Évitées : *Dianthus*, Sedum acre, Saxifraga, Menyanthes trifoliata, Convolvulus sepium, *Solanum tuberosum*, Rhinanthus major, Cichorium Intybus.

3. Recherchées : *Silene*, Isatis tinctoria, Rhamnus, Erica, Calluna vulgaris, Fraxinus excelsior, Convolvulus arvensis, Lonicera Xylosteum, Achillea Millefolium, Salix (2), Populus, Convallaria maialis.

4. Les renseignements manquent sur : *Agrostemma Githago*, Cerasus, Pyrus, Malus, Bryonia, Daphne Mezereum.

VI. — Plantes renfermant un alcaloïde.

1. Dédaignées : *Caltha palustris*, *Aconitum lycoctonum* (3), *A. Napellus*, Papaver Rhoeas, *Chelidonium majus*, Glaucium flavum. *Conium maculatum*, *Atropa Belladona* (4), *Nicotiana Tabacum* (5), *Datura Stramonium*, *Colchicum autumnale* (6), Narcissus Pseudo-Narcissus.

[(1) Les Amandes amères (amygdaline) sont dédaignées par les Souris des champs. (Godron dans Darwin, *Variations*, II, p. 218.)]

[(2) J'ai vu à Aix-les-Bains une Chèvre broutant avidement des branches feuillées de *Salix* (probablement *S. alba*) — 3 septembre 1890; et à Villers-sur-Meuse, j'ai vu (juillet 1891) une Chèvre mangeant avidement des feuilles et des rameaux de Saules.]

[(3) Lameere et Massart (*Promenades à Zermatt*, 1898) ont vu des Chèvres mangeant *Aconitum lycoctonum*.]

[(4) « Les Porcs mangent impunément sa racine; les Limaçons, les Moutons, les Lapins peuvent se nourrir de ses feuilles sans courir le moindre danger. Il n'en est pas de même des Chiens et des Oiseaux qui sont, ainsi que l'Homme, empoisonnés par toutes les parties de la plante. » (Chastaing, Les Alcaloïdes,

2. Évitées : Aethusa Cynapium, *Hyoscyamus niger*.

3. Recherchées : Berberis vulgaris (jeune), Corydalis solida, Fumaria officinalis, Brassica nigra, Sinapis alba, *Sarothamnus scoparius*, *Cytisus Laburnum*, *Taxus baccata*.

4. Les renseignements manquent sur : *Buxus*.

Si l'on résume ces listes sous forme de tableau statistique, on arrive au résultat suivant. (N. B. J'ai pris le nombre des genres et non celui des espèces, parce qu'il s'agit de comparer entre eux les différents modes de défense et qu'il est naturel, par conséquent, de ne compter que pour une unité toutes les espèces d'un même genre qui sont protégées de la même manière. D'ailleurs les proportions relatives ne changeraient guère si l'on substituait le nombre des espèces à celui des genres.)

	NOMBRE DES GENRES		
	dédaignés.	évités.	recherchés.
I. Plantes coriaces, hérissées, scabres, tranchantes	5	18	14
II. Plantes piquantes	5	7	8
III Plantes à huile essentielle, etc. .	7	15	12
IV. Plantes à principe amer. . . .	8	6	9
V. Plantes à glycoside	9	8	12
VI. Plantes à alcaloïde	11	2	8

Encyclopédie Frémy, V° Atropine.) — De Wèvre a entendu dire que le lait provenant de Chèvres qui ont mangé de la Belladone est toxique pour l'Homme. On sait d'ailleurs que les Chèvres en mangent impunément.]

[(5) D'après Heckel, le tabac peut être impunément ingéré à fortes doses par les Ruminants (Mouton, Chèvre, Béliers). — Schimper m'écrit (17 juin 1887) qu'au Brésil les très nombreuses Solanacées vénéneuses sont dédaignées par le bétail, mais fort attaquées par les Insectes, sauf par les Fourmis coupe-feuilles qui n'y touchent pas.]

[(6) J'ai vu des Bœufs, broutant dans les prairies, respecter scrupuleusement les plantes de *Colchicum*. (Lac de Genève, septembre 1890.)]

Afin de rendre ces chiffres mieux comparables, on peut les traduire en °/₀ en représentant par 100 le nombre total des genres de chacun des six groupes.

On trouve alors :

	NOMBRE DES GENRES		
	dédaignés.	évités.	recherchés.
I. Plantes coriaces, hérissées, scabres, tranchantes	13 °/₀	49 °/₀	38 °/₀
II. Plantes piquantes.	25 °/₀	35 °/₀	40 °/₀
III. Plantes à huile essentielle, etc. .	21 °/₀	44 °/₀	35 °/₀
IV. Plantes à principe amer. . .	35 °/₀	26 °/₀	39 °/₀
V. Plantes à glycoside	31 °/₀	28 °/₀	41 °/₀
VI. Plantes à alcaloïde	53 °/₀	9 °/₀	38 °/₀

Ce qui frappe tout d'abord, c'est que les moyens défensifs ne sont pas aussi efficaces qu'on pourrait le croire. Beaucoup de plantes restent exposées à la voracité du bétail malgré leurs épines et leurs substances amères ou vénéneuses. Ces particularités n'en sont pas moins utiles, car lors même qu'elles n'écartent pas tous les ennemis, il est probable qu'elles en diminuent toujours sensiblement le nombre.

Une seconde remarque intéressante, c'est que les alcaloïdes sont particulièrement précieux comme agents de protection. Plus de la moitié des plantes qui en renferment sont absolument à l'abri de la dent des quadrupèdes. Il y a lieu de s'étonner que huit espèces à alcaloïde soient cependant recherchées par les bestiaux; d'autant plus que trois d'entre elles sont positivement vénéneuses. Mais l'une des trois (*Cytisus*) ne renferme dans ses feuilles que des traces d'alcaloïde;

quant aux autres, on doit donc admettre, soit que les bestiaux jouissent vis-à-vis d'elles d'une certaine immunité, soit qu'ils n'aient pas encore appris suffisamment à éviter ces plantes. Il semble que ce dernier cas se présente pour l'If (*Taxus*), dont les Solipèdes sont, paraît-il, assez friands et qui occasionne chez eux des accidents sérieux (1).

Il est assez piquant de songer qu'en entourant nos propriétés de murailles ou de grilles armées de pointes, en répandant de l'eau tout autour de nos plantes de serre pour les soustraire aux atteintes des Limaces, en camphrant nos meubles ou en empoisonnant nos herbiers pour éloigner les Insectes — nous ne sommes, après tout, que les imitateurs inconscients des plantes et nous ne faisons que réinventer ce qu'elles pratiquaient depuis des milliers d'années, avant même que l'Homme existât !

III

Cette ébauche rapide suffit, croyons-nous, à montrer que le genre de recherches que nous préconisons fournira la solution d'une foule de questions biologiques intéressantes. Et pour fixer les idées, voici les points que nous voudrions recommander plus spécialement à l'attention de nos confrères.

1. Pourquoi les amateurs de phanérogamie ne s'habitueraient-ils pas dans leurs excursions à noter avec soin les plantes que les bestiaux, les chenilles et d'autres animaux recherchent, évitent ou dédaignent, comme cela a été expliqué plus haut (pp. 300-301)?

(1) Rodet, *Op. cit.*, p. 766.

Quand nous aurons ces documents pour la plupart des espèces de notre flore, l'interprétation des structures défensives cessera d'être faite de simples probabilités et s'appuiera sur une base solide.

2. Les botanistes ne devraient pas être les seuls à se livrer à ce genre d'observations. Nous avons dit, en effet, qu'à côté des adaptations protectrices des plantes, il y a à considérer les contre-adaptations agressives des animaux. Les zoologistes trouveront là un champ d'études presque vierge. Pourvu qu'ils aient quelques notions de botanique, ils découvriront, nous en sommes convaincu, dans la structure et dans les mœurs des quadrupèdes, des Oiseaux, des Insectes, des Limaces même, des traits qui ont passé inaperçus et qui permettent à ces êtres de vaincre les résistances des végétaux dont ils se nourrissent, d'en déchirer les carapaces, d'en braver les épines, d'en supporter les poisons. Nous connaîtrons alors dans ses détails la lutte qui se poursuit sans relâche entre les herbivores et les herbes, et nous pourrons nous rendre un compte exact des stratagèmes variés — s'il est permis de les appeler ainsi — que ces ennemis héréditaires emploient, les uns pour l'attaque, les autres pour la défense.

Le savant Président de la Société entomologique de Belgique, M. Preudhomme de Borre, reprochait récemment aux entomologistes de ne pas s'enquérir assez des plantes sur lesquelles ils rencontrent les Insectes (1). L'étude parallèle de l'entomologie et de la botanique qu'il réclame avec raison, sera surtout fructueuse si on s'attache non seulement à constater les caractères biologiques des Plantes et des Insectes,

(1) *Comptes rendus de la Société entomologique de Belgique*, 26 décembre 1885.

mais encore à les expliquer par les actions et les réactions incessantes des uns sur les autres.

3. Aux mycologues, nous conseillerions d'examiner jusqu'à quel point les Champignons amers ou poivrés ou vénéneux réussissent à se soustraire aux dévastations des Insectes, des Limaces, etc. Et ici encore, on trouvera sans doute, comme contre-adaptation, des immunités remarquables chez certains Animaux (1).

4. On sait que les graines sont disséminées au loin par plusieurs procédés. Les unes sont projetées par la plante même à une certaine distance, d'autres sont entraînées par le vent, d'autres s'accrochent aux poils des quadrupèdes et voyagent avec eux, d'autres encore, qui sont résistantes mais entourées d'une pulpe savoureuse, sont mangées par les animaux, se retrouvent intactes dans leurs déjections et sont ainsi munies, au moment de la germination, d'un engrais naturel. HILDEBRAND a fait remarquer (2) qu'il n'y a pas de gaspillage dans ces mécanismes de dissémination : chaque graine n'en possède généralement qu'un seul. Et cela se conçoit, car il suffit à la plante que sa dissémination soit assurée d'une ou d'autre manière. Lorsqu'il s'agit de ses moyens de défense, les conditions sont tout autres pour elle. Ses ennemis sont nombreux et divers, et ce n'est souvent pas trop de plusieurs cuirasses à leur opposer (3). Les poils raides des Borraginées, par exemple, protègent d'une façon efficace contre quelques animaux, tels que les Limaces, mais non pas contre le bétail, comme on a pu le voir par nos listes. Aussi, plusieurs espèces (*Echium*, *Cyno-*

[(1) Sur les Insectes parasites des Champignons charnus, voir LÉVEILLÉ dans le *Dictionnaire universel d'histoire naturelle de d'Orbigny*, IX, 280.]

(2) *Die Verbreitungsmittel der Pflanzen*, 1873, p. 114.

(3) Cf. au sujet des fleurs, KERNER, *loc. cit.*, p. 203.

glossum...) paraissent-elles chercher dans la production d'un alcaloïde (1) un supplément de protection. Les cas de ce genre sont fréquents (*Berberis, Rhamnus cathartica, Ilex, Achillea Millefolium, Lactuca virosa, Humulus, Hippophaës, Juniperus,* etc.).

Il y aura donc lieu d'étudier les caractères défensifs qui marchent ensemble et ceux qui s'excluent généralement. Peut-être parviendra-t-on à établir ainsi que tel caractère garantit surtout de tel groupe d'animaux, tel autre de tel autre. Ce sera une sorte de prophylactique comparée (2). Dès à présent, il semble dans bien des cas que les principes amers et les alcaloïdes éloignent plutôt les Mammifères que les Oiseaux; tandis que le contraire aurait lieu pour les huiles essentielles.

5. Les plantes que nous avons nommées *mimétiques* sont dignes aussi d'une étude spéciale. KUNTZE (3) et LUBBOCK (4) y ont déjà fait allusion (5).

Le *Lamium album* qui ressemble à l'Ortie est évité par le bétail; mais la Campanule à feuilles d'Ortie (*C. urticaefolia*), qui lui ressemble également, est recherchée (6). Le *Linaria vulgaris* qui imite une Euphorbe est dédaigné; mais il est lui-même âcre et amer. LUBBOCK suppose que le *Lathyrus Nissolia* passe inaperçu, grâce à sa ressemblance avec les Graminées environnantes; que le *Matricaria inodora* est peut-être protégé par sa similitude avec le *M. Chamomilla;* mais cela n'est pas prouvé. Il reste donc à déterminer jusqu'à

(1) S'il faut en croire BUCHHEIM et LOOS, cité dans HUSEMANN et HILGER, p. 1145.

[(2) Sur l'action des poisons sur les Gastropodes Pulmonés, voir YUNG, *Escargot,* pp. 98 et suivantes, qui donne la bibliographie.]

(3) *Loc. cit.*, p. 36.

(4) *Loc. cit.*, p. 127.

[(5) Sur un Arum qui imite étonnamment le Serpent Cobra, voir JUST, *Jahresberichte*, 1877, p. 754, n° 40.]

(6) LECOQ, *Op. cit.*, p. 209.

quel point ces ressemblances peuvent s'expliquer comme moyens de protection et si les animaux s'y laissent prendre. Pour l'Ortie blanche, il est certain que la plupart des enfants la craignent et à ce titre elle mérite bien l'épithète de matamore ou de croquemitaine, si l'on aime mieux. Et comme l'Ortie véritable, aussi bien que le *Lamium album* sont par excellence des plantes qui accompagnent les habitations humaines, il ne serait pas si absurde d'admettre que les poils urticants de l'une et la ressemblance de l'autre soient surtout des adaptations défensives contre les atteintes de l'Homme.

6. Enfin on pourra comparer pour chaque plante son mode de protection avec son mode de dissémination. Il est à prévoir, par exemple, que les plantes complètement dédaignées des animaux à cause des substances désagréables ou toxiques qu'elles contiennent, n'auront pas de fruits charnus, puisque ces fruits n'ont d'utilité que s'ils sont mangés par les animaux. Et de fait, les espèces qui figurent dans nos listes III-VI sous la rubrique « dédaignées » ont presque toutes des graines qui tombent spontanément de la plante ou qui sont légères et adaptées au transport par le vent. Cependant les genres *Vaccinium, Solanum, Atropa* et *Paris* font exception et présentent des baies. Mais il ne faut pas perdre de vue que nos listes se rapportent au bétail et que les principaux mangeurs de fruits charnus sont les Oiseaux. Les exceptions ne sont donc probablement qu'apparentes et l'on peut prédire que certains animaux absorbent ces baies impunément (1). Quant au

(1) La flore exotique présente plusieurs faits analogues. Les baies du *Strychnos nux-vomica*, par exemple, sont mangées impunément par un Oiseau, le *Buceros Rhinoceros*, qui vraisemblablement en dissémine les graines. [Les drupes charnues et rouges de l'*Anamirta Cocculus* renferment un principe amer (picrotoxine) qui est vénéneux pour la plupart des animaux. Il faudrait

Vaccinium, cela ne fait pas de doute (1); pour les trois autres genres, c'est un point que nous engageons botanistes et ornithologistes à vérifier. En tout cas, voici un rapprochement assez significatif. L'atropine est très inégalement toxique pour les différentes espèces animales : la Chèvre, le Lapin, le Cobaye, plusieurs Oiseaux, notamment les Merles, jouissent d'une immunité relative (2); tandis que la nicotine, par exemple, est toxique pour tous les animaux indistinctement (3). Comme on pouvait s'y attendre d'après cela, le *Nicotiana* produit non pas une baie, mais une capsule sèche dont les graines sont dispersées par le vent (4).

En étudiant les plantes au point de vue biologique, on soulève, on le voit, des questions vastes et nombreuses. Mais si chacun de nous se met à l'œuvre afin d'apporter sa pierre à l'édifice, les matériaux seront vite réunis et nous pourrons, dans quelques années, indiquer pour chaque plante indigène son mode de

examiner si cette substance se trouve aussi dans la partie charnue du fruit : probablement pas. HUSEMANN, p. 596, dit en effet que la picrotoxine se trouve dans l'Amande de l'Anamirta Cocculus. — Voir LUDWIG, *Biologie der Pflanzen,* pp. 365 et suivantes.]

(1) Cf. aussi l'article de PICCONE, *Piante Liguri disseminate da uccelli carpofagi,* dans *Nuovo Giornale botanico italiano,* 1886, XVIII, p. 290, qui me parvient pendant l'impression.

[Souvent, dans les fruits, la chair est comestible et la graine vénéneuse et désagréable, ce qui a le double avantage d'assurer à la fois la protection des graines et la dissémination par les Animaux. Comparer, par exemple, le goût de la chair du Raisin, de l'Orange, etc., à celui des pépins! « Le *Coriaria sarmentosa,* arbrisseau buissonneux de la Nouvelle-Zélande, produit des baies pleines d'un suc vineux, que les indigènes et les colons boivent sans inconvénient, en évitant avec soin d'avaler les graines, qui sont éminemment vénéneuses. Il en est de même du *Coriaria nepalensis.* » (LEMAOUT et DECAISNE, p. 372.)]

[(2) Voyez plus haut, p. 302, note 4.]

[(3) HECKEL est d'un autre avis (voyez p. 303, note 5).]

[(4) Il n'y a pas de nicotine dans les graines de *Nicotiana,* d'après CLAUTRIAU, DE TONI, MOLLE, ALBO. Mais suivant ce dernier, il s'y trouverait de la solanine, ce qui est controuvé par STARKE.]

protection, de pollination, de dissémination, de germination, dire quels Insectes la butinent, quels animaux l'attaquent et quels autres la négligent. Nous aurons alors, à côté de la flore descriptive, une véritable *Flore biologique* de notre pays (1). Celle-là nous servira à connaître les formes végétales; celle-ci nous les fera comprendre.

[(1) Depuis mon article, a paru : Dr O. Kirchner, *Flora von Stuttgart und Umgebung, mit besonderer Berücksichtigung der pflanzenbiologischen Verhältnisse*, 1888, et Loew, *Blütenbiologische Floristik*, 1894.]

SUR LA MÉTHODE DES BACTÉRIES (1)

A propos du travail du professeur ENGELMANN, à Utrecht

Avant ENGELMANN, on ne connaissait pas de réactif démontrant que les plastides chlorophylliennes (grains de chlorophylle) sont le siège exclusif de l'assimilation de l'acide carbonique. La méthode des Bactéries (2) fournit de ce fait une preuve directe. Elle est d'une sensibilité telle qu'elle permet de déceler la trillionième partie d'un milligramme d'oxygène, c'est-à-dire, suivant les calculs des physiciens, une quantité qui ne représente plus que quelques molécules. On comprend aisément l'importance de cette méthode ingénieuse pour la biologie tout entière.

La méthode est basée sur cette observation connue que le mouvement de certaines Bactéries est lié à la présence de l'oxygène libre. Lorsque, dans une goutte d'eau chargée de semblables Bactéries, on introduit des fragments d'Algues, la mobilité des Bactéries persiste aussi longtemps que la lumière agit sur la préparation; dans l'obscurité les mouvements s'arrêtent et ils ne reprennent que si on laisse arriver de nouveau un rayon de soleil. Le même phénomène se manifeste en présence de plastides chlorophylliennes isolées, obtenues par l'écrasement des cellules vertes.

(1) Résumé de la causerie faite à la *Société belge de microscopie*, dans la séance du 29 janvier 1887.

(2) TH. W. ENGELMANN, *Archives néerlandaises des sciences exactes et naturelles*, XVII, 1882, p. 417; XVIII, 1883, p. 29, p. 280; XIX, 1884, p. 186; XXI, 1886; — *Botanische Zeitung*, 1881, n° 28; 1882, nos 20-21, 26, 39; 1883, nos 1-2; 1884, nos 7-8; 1886, nos 3-4; — *Pflüger's Archiv für die gesammte Physiologie*, XXV; XXVI; XXIX; XXX et XXXII.

Si l'on projette sur une Algue les couleurs du spectre, les Bactéries s'accumulent à l'endroit où le dégagement d'oxygène est le plus considérable. On constate ainsi que le rouge et, à un moindre degré, le violet, sont les couleurs les plus efficaces. Ces couleurs correspondent aux bandes d'absorption les plus fortes de la chlorophylle.

Les rayons rouges et les rayons violets permettent à la chlorophylle d'assimiler, précisément parce qu'ils sont absorbés. Le maximum d'assimilation correspond au maximum d'absorption.

Cependant dans les expériences de DRAPER, SACHS et PFEFFER, ce sont les rayons jaunes qui semblaient les plus favorables à la décomposition de l'acide carbonique. A quoi est due cette contradiction? Les trois naturalistes qu'on vient de citer ont opéré sur de grands rameaux ou sur des plantes entières, au lieu de choisir comme ENGELMANN, des Algues extrêmement minces. Or, les rayons jaunes pénètrent plus profondément dans les tissus que les rayons rouges qui, par suite même de leur forte absorption, sont arrêtés dans les couches superficielles. L'action des rayons jaunes s'exerce donc sur un plus grand nombre de cellules que celle des rayons rouges; c'est ce qui explique leur efficacité en apparence plus grande.

En répétant ces expériences sur des cellules diversement colorées, ENGELMANN a trouvé que pour les cellules jaune brunâtre, le maximum d'action assimilatoire se trouve dans le vert; pour les cellules vert bleuâtre, dans le jaune; pour les cellules rouges, dans le vert. ENGELMANN conclut à l'existence d'une série de matières colorantes, intervenant dans la fonction assimilatoire comme la chlorophylle; ces matières, il les appelle chromophylles.

Ces découvertes peuvent servir à comprendre la distribution en profondeur des Algues marines. Oersted a distingué quatre zones d'organismes dans l'Océan : une supérieure, celle des plantes et animaux verts; une seconde, des bruns; une troisième, des rouges; une quatrième, dépourvue de plantes, celle des animaux blancs. L'eau de mer en couche épaisse étant non pas incolore, mais vert ou vert bleuâtre, on voit que la qualité de la lumière varie suivant la profondeur; les rayons rouges disparaissent d'abord, puis les jaunes, puis seulement les verts. Ceux-ci conviennent le mieux, comme on l'a vu, aux plantes rouges, et favorisent ainsi leur prédominance dans les grandes profondeurs. Un raisonnement analogue s'applique aux autres zones.

Enfin, Engelmann a étudié par la méthode des Bactéries, en se servant d'un appareil qu'il appelle le « photomètre microspectral », la relation quantitative entre l'absorption lumineuse et la décomposition de l'acide carbonique dans les cellules vertes, vert bleuâtre, jaunes et rouges. Il arrive de la sorte à résoudre une question de physique des plus délicates : la distribution de l'énergie dans le spectre solaire. Ses résultats confirment d'une manière générale ceux de Lamansky et de Langley. Tous s'accordent, contrairement à l'opinion ancienne, à placer le maximum d'énergie dans le voisinage du jaune. Il est intéressant, comme Engelmann le remarque lui-même, de voir les Bactéries venir fixer nos idées sur la constitution de la lumière du soleil.

LES PLANTES-BOUSSOLES (1)

Un des derniers numéros de la *Revue scientifique* (2) rapporte — avec une pointe de scepticisme — qu' « un journal anglais parle d'une plante très étrange des États-Unis, dont les feuilles sont magnétiques et s'orientent spontanément dans la direction nord-sud ».

Le renseignement du journal anglais est presque exact. La plante-boussole existe. Elle s'appelle *Silphium laciniatum*, de la famille des Composées. Ses feuilles ne sont pas magnétiques, mais il est vrai qu'elles se placent d'elles-mêmes verticalement dans le plan nord-sud. Il s'agit là d'un phénomène spécial d'héliotropisme, c'est-à-dire de sensibilité à la lumière.

La propriété qu'ont les feuilles du *Silphium* de s'orienter de la sorte est connue depuis longtemps. Elle a été signalée dès 1842 par le général Alvord (3). Asa Gray, Hooker et d'autres s'en sont occupés. Il y a mieux : nous possédons dans notre vieille Europe quelques Composées analogues. La Laitue sauvage *(Lactuca Scariola),* que l'on trouve en Belgique et en France, peut même rivaliser avec la fameuse plante-boussole des États-Unis.

Quelle est la cause de cette orientation des feuilles dans le plan méridien? Le professeur Stahl, d'Iéna, a fait à ce sujet d'intéressantes expériences, et il en a

(1) Ce travail a paru dans la *Revue scientifique* du 12 janvier 1889

(2) Numéro du 22 décembre 1888, p. 810.

(3) A l'*American Association for the Advancement of science.*

déduit une explication que je vais essayer de faire comprendre en peu de mots.

Comme l'a établi WIESNER, de Vienne, les feuilles de la plupart des végétaux se placent perpendiculairement à la plus forte lumière diffuse qu'elles reçoivent. Ainsi, les plantes des haies et de la lisière des bois tournent la face de leurs feuilles vers le côté d'où le jour leur arrive librement. Les rosettes radicales des Pâquerettes, des Bourses-à-Pasteur, développées en plein soleil, ont leurs feuilles horizontales, regardant le zénith, c'est-à-dire un point du ciel d'où leur vient en somme le plus de lumière, mais où le soleil ne se trouve pourtant jamais dans nos pays. Si l'on déplace ces feuilles de leur position d'équilibre, elles incurvent leur pétiole ou leur limbe pour la regagner. Ces courbures héliotropiques sont dues à une *croissance inégale* des différentes parties de la feuille; elles ne sont donc possibles qu'aussi longtemps que la feuille est capable de croître. Une fois la croissance finie, la courbure cesse de se produire et la feuille reste dans toute position qu'on lui fait occuper.

D'après STAHL, les feuilles des plantes-boussoles ne se distinguent de celles des autres plantes que parce que leur croissance, et partant leur faculté de répondre aux excitations héliotropiques, sont suspendues pendant les heures les plus chaudes de la journée.

« Les rayons du soleil levant tombent, dit-il, sur la face dorsale d'une partie des jeunes feuilles, tandis qu'ils frappent, sous un angle plus ou moins aigu, la face antérieure d'autres jeunes feuilles de la plante. Ces dernières vont exécuter les courbures et les torsions nécessaires pour que leur face antérieure soit placée perpendiculairement à la lumière solaire. Mais, par suite du fort éclairage et de la transpiration de plus en

plus grande, l'intensité de la croissance diminue bientôt, et, avec elle, la faculté d'accomplir des mouvements héliotropiques : les feuilles restent dès lors dans la position qu'elles ont prise. Vers le soir, quand les conditions redeviennent plus favorables à la croissance, les feuilles qui, déjà dans le bouton, étaient tournées vers l'ouest, prennent une position perpendiculaire aux rayons du soleil couchant (1). »

Voici quelques-unes des expériences sur lesquelles cette interprétation s'appuie : si l'on expose des plantes (de *Lactuca Scariola*) au soleil du matin et du soir, mais qu'on les protège d'une façon ou de l'autre contre les rayons du soleil durant le milieu de la journée, l'orientation méridienne des feuilles se manifeste tout aussi bien que si les plantes sont exposées au soleil tout le long du jour. Au contraire, les plantes qui ne reçoivent la lumière directe du soleil qu'au milieu de la journée, de 10 heures du matin à 3 heures, ne présentent pas trace d'orientation méridienne. Il en est de même des exemplaires que l'on cultive constamment à l'ombre, au milieu des broussailles, par exemple; ceux-là se conforment à la règle générale et placent leurs feuilles horizontalement.

On comprend par ce qui précède que l'orientation nord-sud des feuilles soit surtout marquée pour les individus de *Lactuca* qui poussent dans les endroits secs, en plein soleil, et pour les *Silphium* qu'on trouve dans les vastes prairies de l'Amérique du Nord.

En résumé, les feuilles des plantes-boussoles tendent, comme toutes les feuilles, à placer leur limbe perpendiculairement à la lumière incidente, pourvu

(1) E. Stahl, *Über sogenannte Compasspflanzen, Jenaische Zeitschrift*, XV, 1881.

que celle-ci ne soit pas trop intense. Mais, sous les rayons ardents du soleil de midi, leur croissance s'interrompt; elles demeurent immobiles et comme frappées d'anesthésie héliotropique. Il en résulte que c'est le soleil levant et le soleil couchant qui déterminent ici l'orientation des feuilles : elles se placent donc verticalement, en tournant leur face vers l'est ou vers l'ouest, et leur pointe vers le nord ou vers le sud.

Fin du premier volume
des
ŒUVRES DE BOTANIQUE GÉNÉRALE.

IMPRIMERIE SCIENTIFIQUE
CHARLES BULENS
BRUXELLES

New York Botanical Garden Library
QK3 E77 v.1
Errera, Leo Abram/Recueil d'oeuvres de L
gen
3 5185 00099 1222